

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**  
Katedra ekologie

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Anna Semeráková**

**Ekologické a etologické aspekty střetu ptáků s budovami**  
Ecological and ethological aspects of bird-building collisions

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2021

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně s uvedením všech použitých informačních zdrojů a literatury. Zároveň tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze dne 1. května 2021

Anna Semeráková

.....

## Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Ondřeji Sedláčkovi, Ph.D. za odborné vedení práce. Děkuji své rodině a příteli za dlouhodobou všestrannou podporu a trpělivost. A především děkuji svým současným i bývalým spolužákům za neustálou vzájemnou motivaci a výměnu cenných postřehů ohledně správného postupu při psaní bakalářské práce.

## **Abstrakt**

Překážky antropogenního původu představují v celosvětovém měřítku jednu z hlavních příčin mortality ptáků. Významný podíl těchto překážek tvoří prosklené plochy, které si ročně vyžádají stovky milionů ptačích obětí. Ačkoliv je ptačí zrakový aparát dokonale přizpůsobený orientaci v terénu při rychlém letu, často dochází k jeho zmatení vlivem průhlednosti nebo odrazivosti skleněné plochy. Zvláštní problém představuje dezorientace nočních migrantů důsledkem působení světelného znečištění, které interferuje s ptačím magnetickým a stelárním fyziologickým kompasem. Frekvence kolizí je proměnlivá v čase i prostoru. K největšímu počtu kolizí během dne dochází nad ránem, během roku v období podzimní migrace. Samotná abundance jednotlivých druhů ptáků v lokalitách s výskytem nebezpečných překážek překvapivě není zásadním prediktorem pravděpodobnosti kolize, důležitější je denzita jedinců v bezprostřední blízkosti překážky. K nejnáchylnějším ekologickým skupinám s vysokou pravděpodobností kolize patří ptáci s malou tělesnou velikostí a rychlým letem, migranti na dlouhé vzdálenosti, teritoriální samci v období toku, nezkušená mláďata a potravní specialisté vyhledávající vzdálené potravní zdroje. Z taxonomického hlediska existují některé čeledi, které jsou na základě svých ekologických atributů v porovnání s ostatními významně zranitelnější. Za environmentální faktory zvyšující riziko kolize můžeme označit vysokou heterogenitu prostředí s bohatou vegetací především v suburbánním a venkovském prostředí, a dále přítomnost krmítek či jiných atraktivních prvků v bezprostřední blízkosti budov.

**Klíčová slova:** kolize, migrace, mortalita, překážka, ptáci, urbánní prostředí, vlastnosti druhů

## **Abstract**

Collisions with artificial structures represent one of the most significant cause of bird mortality worldwide. Accounting for hundreds of millions bird deaths each year, bird-building collisions represent a particular problem. Although the bird's vision system is perfectly adapted to the orientation during fast flight, birds are often confused due to the transparency or reflectivity of the glass. Moreover, light pollution of urban areas interferes with the physiological geomagnetic and polarized light compass in birds, which causes the night migrants to disorient. The bird-building collision frequency variates in time and space. Throughout the day, largest number of fatal collisions occurs during early morning. Throughout the year, the peak in the numbers of fatal strikes appears in the course of autumn migration. Local species abundance did not appear to be the most important predictor of collision probability. Species traits making birds highly prone to collisions are small body size, high flight speed, long distance of migration and feeding strategy requiring rare and temporary food sources. Aggressive males during the mating period and inexperienced post-fledging juveniles are among the most vulnerable individuals. Based on taxon-specific ecological traits, some bird families were identified to be disproportionately vulnerable to collisions. Bird-building collisions occur very often within the heterogeneous environment in suburban and rural landscapes. Rich vegetation, as well as the presence of bird feeders or other attractants in the vicinity of buildings can be considered as environmental factors increasing significantly the risk of collision.

**Key words:** birds, collision, migration, mortality, obstacle, species traits, urban environment

## Obsah

1 Úvod .....	1
2 Senzorická ekologie ptáků .....	3
2.1 Zrak .....	3
2.1.1 Vlastnosti zorného pole .....	5
2.2 Magnetorecepce .....	6
2.3 Vnímání roviny polarizovaného světla .....	8
3 Ekologické aspekty kolizí .....	9
3.1 Populační denzita .....	9
3.2 Tělesná velikost .....	11
3.3 Věk .....	12
3.4 Pohlaví .....	14
3.5 Potravní strategie .....	15
3.6 Taxonomická příslušnost .....	17
4 Etologické aspekty kolizí .....	19
4.1 Cirkadiánní rytmy .....	19
4.2 Behaviorální změny v průběhu roku .....	19
4.2.1 Jaro a léto; období námluv, hnízdění a vyvádění mláďat .....	20
4.2.2 Zima; období útlumu aktivity .....	21
4.2.3 Jaro a podzim; období migrace .....	22
4.3 Migrace jako fenomén rizika kolize .....	23
4.3.1 Hejna .....	24
4.3.2 Světelné znečištění a letová vokalizace .....	25
5 Environmentální aspekty kolizí .....	27
5.1 Rozdílná rizika městského a venkovského prostředí .....	27
5.2 Atraktanty v blízkosti prosklených ploch .....	29
5.2.1 Vegetace .....	29
5.2.2 Krmítka .....	30
6 Závěr .....	32
Přehled použité literatury .....	35

# 1 Úvod

Vlivem lidské činnosti dochází v posledních desetiletích k intenzivnímu úbytku přirozeného prostředí volně žijících ptáků (Robbins et al., 1989; Rosenberg et al. 2019). Nástrahy ohrožující ptáky v antropogenní krajině mohou mít různé podoby a jejich nedílnou součástí jsou průhledné plochy tvořené sklem nebo jiným materiálem s podobnými funkčními vlastnostmi. Podle názorů některých odborníků jsou kolize s prosklenými překážkami vůbec nejzávažnější příčinou mortality ptáků v celosvětovém měřítku. Kvantifikované odhady mortality ptáků v důsledku kolizí se ročně pohybují v rozmezí 16-42 milionů jedinců na území Kanady (Machtans et al., 2013) a 365-988 milionů jedinců na území Spojených států amerických (Loss et al., 2014). Pro Evropu přesnější odhady chybí, avšak lze předpokládat, že zdejší situace není signifikantně odlišná. Přestože se jedná o hrubé aproximace stanovené na základě počtu rizikových budov, nejsou tato čísla zanedbatelná. Tento typ překážek tak může mít osudný vliv na přežití některých populací a představuje závažnou hrozbu především pro kriticky ohrožené druhy (Klem, 1990a).

Lidé používají skleněné plochy jako nedílnou součást svých obydlí již po mnohá staletí a lze předpokládat, že stejně dlouho se různé skupiny živočichů s těmito plochami střetají. První seriózní studie dokládá problematiku kolizí již v roce 1832 popisem náletu krahujce severoamerického (*Accipiter striatus*) do okenní tabule zahradního skleníku (Nuttall, 1832; podle Klem, 1989). Závažných rozměrů však tento problém nabírá až v druhé polovině 20. století, kdy dochází k rozmachu ve stavebnictví a skleněné plochy se stávají významným, mnohdy až převládajícím stavebním prvkem (Klem, 2015). Od té doby zároveň vzrůstají zákaznické nároky na průhlednost skla a výrobci se tak blíží až na hranice jeho fyzikálních vlastností. V moderním prostředí jsou obzvláště rizikové především velké administrativní a obchodní budovy, průhledné protihlukové stěny, dopravní terminály a jiné průmyslové stavby protínající přirozené biokoridory volně žijících ptáků.

Důvodem kolizí je beze sporu fakt, že ptáci nedokáží rozeznat některé struktury antropogenního původu jako nebezpečné překážky. Vzhledem k zažitým předpokladům, že ptáci mají výborný zrak a tedy že „pták je křídlo vedené okem“ (Rochon-Duvigneaud, 1943; podle Martin, 2011), může toto tvrzení působit přinejmenším překvapivě. Je však nutné si uvědomit, že vizuální vnímání ptáků je od toho lidského markantně odlišné. V případě budov jsou problematické především průhledné a odrazivé plochy způsobující

u ptáků zmatení a dezorientaci. Skrze průhledné plochy se pták snaží proletět do prostředí, které vidí na jejich opačné straně, odrazivé plochy naopak reflektují krajinu, ze které pták přilétá. Pokud se ve skle zrcadlí atraktivní prvky jako například vegetace nebo jasná obloha, vzniká dokonalá iluze kontinuálně pokračujícího prostoru (Klem, 1989). Ptáci v otevřeném terénu přirozeně nepředpokládají přítomnost překážek antropogenního původu a jejich senzorický aparát není evolučně přizpůsoben jejich detekci během letu (Martin, 2011). Ptačí tělo optimalizované pro let navíc není morfologicky uzpůsobeno k nárazům ve vysoké rychlosti. Více než 90 % případů kolizí vede k nitrolebečnímu krvácení a dalším závažným zraněním, jejichž následky jsou fatální (Klem, 1990b; Veltri & Klem, 2005).

Zcela bezpečné průhledné plochy patrně neexistují, avšak tento problém dnes umíme efektivně řešit především povrchovou úpravou skla. V posledních letech se osvědčuje použití pravidelně se opakujících vzorů nebo ultrafialových struktur, které nejsou pro lidského pozorovatele viditelné, ani ty však nefungují se stoprocentní účinností. Můžeme předpokládat, že každý dílčí druh odlišující se svou specifickou ekologií a adaptacemi senzorického aparátu bude senzitivní k jiným varovným signálům. Charakteristiky prosklených ploch korelující s pravděpodobností kolizí představují komplexní problém, který si aktuálně vyžádal pozornost mnoha odborníků i veřejnosti a mohl by být samostatným předmětem jiné odborné práce. Cílem této práce je formou literární rešerše shrnout informace o jednotlivých ekologických a etologických aspektech provázejících kolize ptáků s prosklenými překážkami a na základě těchto vyhodnotit, které skupiny ptáků jsou v důsledku svých druhově specifických atributů a behaviorálních projevů ke střetu s prosklenou překážkou více náchylné. Práce navíc pro uvedení do problematiky stručně rozebírá specifika ptačí senzorické ekologie a analyzuje, jak může kognitivní aparát interferovat s různými faktory prostředí, které následně ovlivňují pravděpodobnost kolizí.



## 2 Senzorická ekologie ptáků

Pro relevantní analýzu ekologických a etologických charakteristik organismu je nutné dobře porozumět jeho smyslovému aparátu. Ptáci představují jednu z nejodvozenějších linií obratlovců, během jejich evoluce došlo ke vzniku schopnosti aktivního letu a vývoji specifických charakteristik smyslového čítí, které tuto schopnost provází. Jejich dominantním smyslem je bezesporu zrak, který je pro rychlý a bezpečný aktivní pohyb nepostradatelný (Walls, 1942; podle Brooke et al., 1999). Komplexní senzorická ekologie ptáků však sahá až za hranice lidského vnímání. Pro pochopení problematiky kolizí během letu je proto nutno porozumět jejím základním zákonitostem.

### 2.1 Zrak

Vizuální vnímání se u lidí a ptáků v mnohém liší, je proto velice obtížné ilustrovat obecné parametry ptačího zraku na základě znalosti pouhé vlastní percepce. Ptáci nad ostatními obratlovci vynikají v ostrosti vidění, šíři spektra rozlišovaných barev i schopnosti vnímání pohybu (Martin, 2011). V poměru k tělesné velikosti mají největší oči mezi suchozemskými obratlovci. Mnoho autorů tuto skutečnost vysvětluje jako adaptaci pro rychlý let, jelikož větší poloměr oka umožňuje rozpoznat objekty na větší vzdálenost a tedy i rychleji reagovat (Walls, 1942; podle Brooke et al., 1999). Největších rozměrů v poměru k velikosti těla dosahují oči dravých ptáků a sov. Zástupci řádu sov (*Strigiformes*) mají v porovnání s podobně velkými ptáky více než dvojnásobně velké oči, což společně s dalšími adaptacemi umožňuje dokonalejší noční vidění. Zástupci dravců (*Accipitriformes*) a sokolů (*Falconiformes*)<sup>1</sup> mají v porovnání s podobně velkými ptáky větší oči pravděpodobně kvůli vyšší ostrosti vidění usnadňující detekci kořisti na dlouhé vzdálenosti (Brooke et al., 1999). Zatímco lidské oko dokáže rozlišit dva body o minimální vzdálenosti jedné úhlové minuty, oči velkých dravců rozliší i body výrazně bližší, které lidskému oku zdánlivě splývají. Jejich zrak je tak v porovnání se zrakem člověka více než dvojnásobně ostřejší. Oči velkých dravců jsou považovány za vůbec nejvýkonnější v rámci ptačí říše (Martin, 2011).

Důležitým aspektem zrakového vnímání odrážejícím se v ekologii organismů je hodnota CFF (critical flicker fusion frequency), což je nejnižší frekvence, při které se přerušovaný

---

<sup>1</sup> V této studii byli všichni zkoumaní jedinci označeni jako příslušníci řádu *Falconiformes*. Podle recentně uznávané fylogeneze platné od roku 2008 se jednalo o zástupce řádů *Falconiformes* a *Accipitriformes*.

světelný podnět začíná oku jevit jako konstantní. Vyšší hodnoty CFF znamenají lepší schopnost rozlišování jednotlivých obrazů v čase. Schopnost vysokofrekvenčního časového rozlišování vede k rychlé integraci informací a efektivnímu manévrování během letu, což je nezbytné například pro predátory rychle se pohybující kořisti. Hodnoty CFF pozitivně korelují s rychlostí metabolismu a negativně s tělesnou velikostí organismu (Healy et al., 2013). Mezi ptáky s nejvyššími hodnotami CFF tak patří například drobní insektivorní pěvci s diurnální aktivitou, kteří loví potravu v letu a vysokofrekvenční rozpoznávání pohybu je pro jejich potravní ekologii nezbytné (Boström et al., 2016). Zatímco lidské oko rozliší pouze zhruba 20 obrazů za sekundu, ptačí oko je schopné za jednu sekundu rozlišit až 150 obrazů (Veselovský, 2005).

Ptáci patří mezi tetrachromatické živočichy, v jejich sítnici se nachází minimálně 4 typy světločivných čípků schopné zachytit světlo o různých vlnových délkách. Na rozdíl od trichromatického člověka tak dokáží vnímat světlo v širším rozmezí vlnových délek. Přítomnost čtvrtého typu čípků uzpůsobeného k zachycení krátkých vln umožňuje ptákům detekovat ultrafialové záření. Na sítnici oka se také nachází systém olejových kapiček, které specificky filtrují světlo dopadající na jednotlivé čípky, a tím zprostředkují preciznější rozeznávání barev (Bennett & Cuthill, 1994). Různé druhy ptáků však mohou mít dva odlišné způsoby barevného vnímání. Čípek detekující krátkovlnné záření může být typu VS (violet sensitive) s maximální senzitivitou pro světlo o vlnové délce 355-380 nm, nebo typu UVS (ultraviolet sensitive) s maximální senzitivitou pro světlo vlnových délek 400-420 nm (Hart & Hunt, 2007). Společný předek ptáků měl pravděpodobně čípky typu VS zatímco čípky typu UVS se z těchto vyvinuly sekundárně, v rámci fylogeneze hned několikrát. Mezi odvozené taxony vyznačující se striktní přítomností UVS čípků patří například papoušci (*Psittaciformes*), dlouhokřídlí (*Charadriiformes*), stepokurové (*Pteroclidiformes*) a mnoho zástupců řádu pěvců (*Passeriformes*) (Ödeen & Håstad, 2013). Přestože čípky typu VS nejsou specificky uzpůsobené pro vnímání ultrafialového záření, jejich nositelé do určité míry toto záření rozeznat dokáží. Vnímání však bylo experimentálně prokázáno jako značně omezené. Druhy s VS čípky tak mají nižší schopnost rozlišovat barvy jednotlivých vlnových délek a při snížené viditelnosti reagují na ultrafialové vzory méně, než druhy s UVS čípky (Håstad & Ödeen, 2014). To má důležité implikace především pro zhodnocení efektivity některých preventivních opatření. Povrchové ošetření skla pomocí vzorů odrážejících pro člověka neviditelné UV záření může vést u ptáků k rozpoznání prosklené plochy jako nebezpečné překážky. Na takto ošetřených sklech následně dochází ke značně nižšímu počtu

kolizí (Klem, 2009). S ohledem na odlišné vnímání ultrafialového záření mezi skupinami s VS a UVS čípky však tato metoda nemůže být univerzálně efektivní. Experimentálně bylo prokázáno, že na povrchovou úpravu skla pomocí UV vzorů reagují pouze druhy s UVS čípky, naopak pro druhy s VS čípky jsou UV vzory téměř neviditelné. Pro druhy s VS čípky je tudíž tato konkrétní preventivní metoda neúčinná a nemůže vést ke snížení frekvence jejich kolizí (Håstad & Ödeen, 2014).

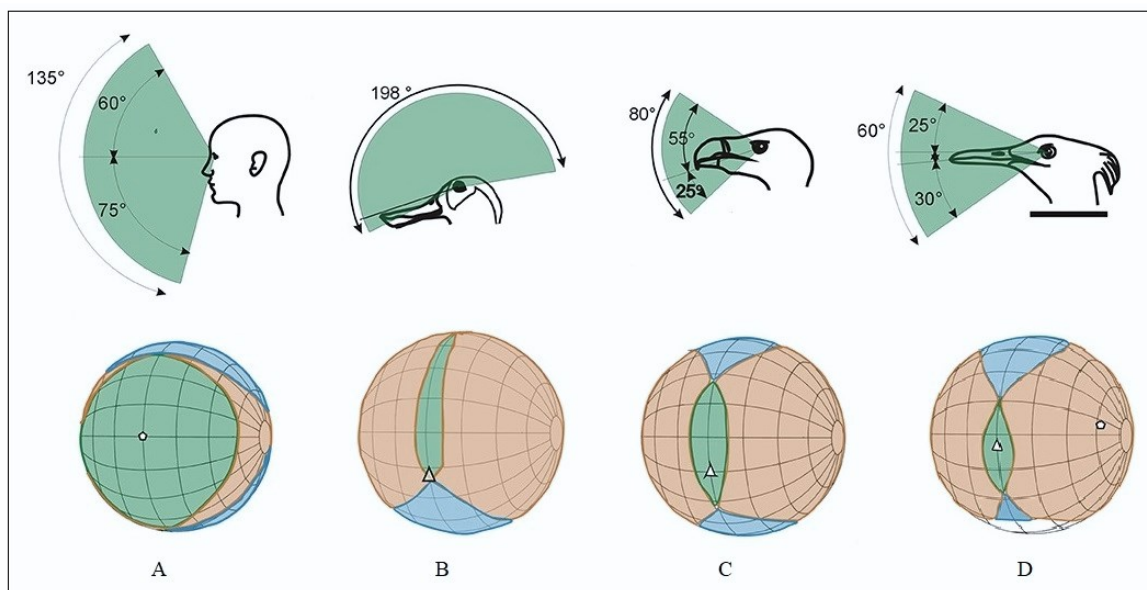
### **2.1.1 Vlastnosti zorného pole**

Stejně jako naprostá většina obratlovců ptáci vidí binokulárně, což jim umožňuje precizní trojrozměrné vnímání alespoň části sledovaného prostoru. Velikost vnímaného binokulárního pole závisí na postavení očí. Člověk má oči v lebce postavené frontálně, binokulární sekce se rozprostírá přes většinu zorného pole a oblast nejostřejšího vidění se nachází vepředu. Naproti tomu naprostá většina ptáků má oči v lebce postaveny laterálně, zorné pole je tak výrazně širší a binokulární sekce tvoří pouze úzký pruh, vertikálně postavený v oblasti zobáku. Ptáci tak na rozdíl od člověka vidí značnou část prostoru za svou hlavou a oblast největší ostrosti vidění je uložena po stranách v okolí optické osy. Frontálně uložené binokulární pole ptákům slouží především ke kontrole pohybu zobáku při stavění hnízda, krmení mláďat a u mnoha skupin ke sbírání potravy. Laterálně uložené monokulární oblasti naopak souvisí s lokomocí, sledováním potenciálního nebezpečí a detekcí překážek během letu (Martin, 2011).

Velikost binokulárního pole je druhově specifická a odráží především potravní ekologii. U většiny skupin se horizontálně rozprostírá v šířce 15°-30°, vertikálně je více variabilní a pohybuje se v rozmezí 80°-180°. Výjimku tvoří například sovy, jejichž oči jsou uloženy frontálně a binokulární pole dosahuje horizontální šířky až 50°. Naopak některé skupiny ptáků, kteří specificky využívají zobák k detekci a filtrování potravy, tedy například vrubozobí a bahňáci, mají binokulární pole extrémně zúžené a to až na pouhých 5°-10° šířky. To je dáno tím, že tito ptáci potravu vyhledávají především pomocí mechanoreceptorů na zobáku, mají nekrmivá mláďata a nejsou proto primárně závislí na zraku při aktivitách spojených s obstaráváním potravy (Martin, 2009).

Mnoho druhů ptáků má binokulární pole vertikálně omezené, na výšku zaujímající maximálně 80°. Tím vznikají dvě slepé oblasti, jedna nad hlavou a druhá pod zobákem (Obr. 1). Typickým příkladem mohou být draví ptáci, kteří létají s hlavou skloněnou šikmo

dolů, aby mohli v letu vyhledávat kořist. To vede k úplnému oslepení ve směru letu. Podobně jsou na tom například vrány a dropové hledající během letu na zemi potravu nebo hnízdiště. I v tomto případě se ptáci soustředí více na prostředí nacházející se pod nimi, než na prostředí, do kterého míří. Vzhledem k tomu, že ptáci a priori nepředpokládají v otevřeném terénu přítomnost překážek antropogenního původu, jako jsou například dráty elektrického napětí, větrné turbíny nebo jiné samostatně stojící bariéry, vzniká souhra faktorů s důsledkem častých kolizí s těmito strukturami (Martin, 2011).



**Obr. 1:** Srovnání zorných polí člověka (A) a různých druhů ptáků s odlišnou potravní strategií. (B) Lžičák širokozobý, *Malacorhynchus membranaceus*; (C) Sup bělohlavý, *Gyps fulvus*; (D) Drop kori, *Ardeotis kori*. Upraveno podle Martin, 2017.

## 2.2 Magnetorecepce

Pro pochopení zákonitostí ptačího letu je mimo jiné nutné porozumět komplexní orientaci během migrace. Směr migrace je determinován souhrou působení mnoha faktorů, především magnetického pole Země, roviny polarizovaného světla a postavení hvězd včetně Slunce na obloze (Veselovský, 2005).

Značnou část informací pro svou prostorovou orientaci získávají ptáci detekcí zemského magnetického pole pomocí fyziologického geomagnetického kompasu. Magnetorecepční mechanismus může mít patrně hned dvě různé podoby. První možností je mechanismus magnetorecepce založený na magnetitu. Krystalky biogenního magnetitu se v těle organismů často vyskytují jako vedlejší produkty metabolismu železa. U ptáků jsou tyto krystalky pravděpodobně uloženy v podkoží horní části zobáku, kde fungují jako receptory

intenzity magnetického pole a zprostředkují jeho detekci nezávisle na dopadajícím světle (Mouritsen & Ritz, 2005).

Druhou možností je mechanismus magnetorecepce založený na chemické reakci. Tento systém je úzce spjat s fotorecepcí. Specifické fotopigmenty uložené na sítnici oka po dopadu světla podstupují konformační změnu. Absorpce fotonu katalyzuje přenos elektronu za vzniku vysoce reaktivních magnetosenzitivních radikálových párů, které spouští další kaskádu reakcí. Výsledkem je vznik nabitých částic, které se prostorově orientují podle okolního magnetického pole. Tyto specifické magnetosenzitivní fotopigmenty se nazývají kryptochromy a mají funkci receptorů pro modro-zelenou část světelného spektra. K detekci magnetického pole tímto způsobem je proto nutné vnímat monochromatické modré až zelené záření s maximální vlnovou délkou 565 nm (Mouritsen & Ritz, 2005).

Senzorické orgány a s nimi propojené mozkové funkce mohou být v některých případech extrémně lateralizované. Již dříve bylo zjištěno, že ptáci přednostně používají pravé nebo levé oko pro rozdílné funkce (Martin, 2009). Stejně tak je extrémně asymetrický senzorický systém zprostředkující chemickou magnetorecepci. Testováním na červenkách obecných (*Erithacus rubecula*) bylo zjištěno, že dominantním receptorem pro vnímání geomagnetického pole je pravé oko, ze kterého získané informace hodnotí levá mozková hemisféra. Při použití binokulárního nebo pouze pravého monokulárního zorného pole testovaní jedinci v závislosti na lokálním magnetickém poli následovali předpokládaný směr migrace. Jedinci se zakrytým pravým okem, tedy orientující se podle monokulárního levého zorného pole, byli dezorientovaní a migrovali náhodnými směry. Díky tomu bylo zjištěno, že samotné levé oko není schopno na základě geomagnetického pole Země získat relevantní informace o směru migrace (Wiltschko et al., 2002). Důsledkem této asymetrie může být posilování detekce geomagnetického pole pomocí specifických „head scanning“ pohybů. Tyto pohyby probíhají během letu jako opakované otáčení hlavou v horizontálním směru zleva doprava v minimálním úhlu 60° a slouží ke kontrole směru působení geomagnetického pole. Pokud jsou migrující ptáci vystaveni zeslabenému geomagnetickému signálu, vykazují zvýšenou frekvenci těchto pohybů (Mouritsen et al., 2004).

Magnetorecepce představuje složitý navigační systém, jenž je proměnlivý v závislosti na mnoha faktorech, jako je například zeměpisná šířka, sezóna, čas nebo počasí. Aby ptáci předešli chybám v navigaci, které by mohly fatálně ovlivnit migraci, musí svůj fyziologický kompas pravidelně kalibrovat. Experimenty s několika zástupci migrujících pěvců

prokázaly, že proces kalibrace geomagnetického kompasu je závislý na polarizovaném slunečním světle. Ke kalibraci dochází dvakrát denně, během východu a západu Slunce, kdy polarizované sluneční světlo protíná horizont (Muheim et al., 2007). Vzhledem k fyziologické povaze magnetorecepčního aparátu založeného na kryptochromech potřebují ptáci pro správnou orientaci detekovat modré a zelené světlo (Mouritsen & Ritz, 2005). Dokonce i pod vlivem umělého světla z této části světelného spektra se dokážou noční migranti bez problému orientovat (Poot et al., 2008). Naopak světlo o větších vlnových délkách, než jsou vlnové délky detekovatelné kryptochromy, schopnost orientace drasticky narušuje. Po vystavení dlouhodobému červenému nebo bílému světlu dochází u migrujících ptáků k dezorientaci (Wiltschko et al., 1993). Můžeme tak dedukovat, že s fyziologickým geomagnetickým kompasem interferuje umělé světelné znečištění. Ke kolizím nočních migrantů orientujících se magnetickým a stelárním kompasem často dochází na místech, kde se nachází vysoké osvětlené překážky, jako například výškové budovy, vysílací věže nebo ropné plošiny (Poot et al., 2008). Během mračných nocí jsou ptáci vlivem umělého osvětlení více dezorientovaní než při jasné obloze. To pravděpodobně z toho důvodu, že při špatném počasí je značně znesnadněna možnost orientace podle měsíčního světla a polohy hvězd a umělé světlo tak může způsobit ještě intenzivnější zmatení (Poot et al., 2008; Rebke et al., 2019).

### **2.3 Vnímání roviny polarizovaného světla**

Velice důležitou roli ve složitém systému ptačí orientace hraje Slunce. Nejen, že ptáci dokáží velice precizně a s přesností jednotek stupňů za hodinu kontrolovat jeho postavení na obloze (Veselovský, 2005), ale dokáží vnímat i rovinu polarizovaného slunečního světla, což jim umožňuje orientaci i v případě, že je Slunce schováno pod mraky (Bennett & Cuthill, 1994).

Sluneční a měsíční záření při průchodu atmosférou reaguje s atmosférickými molekulami, čímž vzniká lineárně polarizované světlo. Noční osvětlení urbánních oblastí stupeň lineární polarizace světla drasticky snižuje a mění přirozeně polarizovaný světelný signál na depolarizovaný (Kyba et al., 2011). Vzhledem k tomu, že lineárně polarizovaného světla využívá mnoho různých druhů organismů k orientaci v prostoru a navigaci během migrace, dochází vlivem světelného znečištění k jejich dezorientaci (Horváth et al., 2009; Longcore & Rich, 2004). Noční světelné znečištění řada organismů detekuje i na místech, která se lidskému oku jeví jako přirozeně tmavá, rizikové jsou tedy i méně osvětlené venkovské oblasti (Kyba et al., 2011).

### **3 Ekologické aspekty kolizí**

Ve svých studiích z přelomu 80. a 90. let přednesl Klem, že primárním prediktorem kolizí ptáků se sklem je populační denzita. Počet jedinců daného druhu na jednotku plochy v okolí nebezpečné překážky je tak podle něj hlavní faktor určující náchylnost druhu ke střetu s překážkou. Ve výsledcích těchto studií tvrdí, že na četnost kolizí nemá vliv velikost, věk ani pohlaví jedince (Klem, 1989, 1990a). Jeho dílčí studie však byly podloženy relativně málo vzorky. Některé nové studie přichází s odlišnými výsledky, založenými na komplexní analýze ekologických charakteristik korelujících s četností kolizí (Basilio et al., 2020). Podle aktuálních studií je zřejmé, že pravděpodobnost kolizí je ovlivněna kombinací vnitřních faktorů, představujících individuální a druhové charakteristiky, a vnějších faktorů, definovaných charakterem prostředí (Hager et al., 2008; Sabo et al., 2016).

Prediktorem kolizí se tak stává celá souhra aspektů. Například podle Menacho-Odio et al. (2019) patří mezi nejčastější oběti kolizí drobné, stálé a insektivorní druhy. Elmore et al. (2020) naopak zjistili, že nejčastějšími oběťmi kolizí jsou lesní, tažné a insektivorní druhy. Náchylnost jednotlivých druhů ke kolizím lze tedy předpokládat již na základě „life histories“ a jejich kombinace s aspekty prostředí (Elmore et al., 2020). Správné určení a pochopení těchto faktorů umožní následné implikace pro druhy s podobnou ekologickou strategií, což je nezbytné pro vznik univerzálně efektivních preventivních opatření (Borden et al., 2010).

#### **3.1 Populační denzita**

Populační denzita neboli počet jedinců příslušného druhu na jednotku plochy je jedním ze zásadních činitelů určujících náchylnost druhu ke kolizím. Základním předpokladem je, že zvýšený počet jedinců příslušného druhu v okolí nebezpečné prosklené plochy zvyšuje pravděpodobnost kolize, a tedy činí druh ke kolizím náchylnější (Klem, 1989; Nichols et al., 2018). Samotná početnost však nenese výslednou výpovědní hodnotu. Ta je definována teprve faktory uměle zvyšujícími denzitu jedinců v bezprostřední blízkosti překážky, a to především v okruhu do 10 metrů. Mezi tyto faktory můžeme zahrnout zejména environmentální prvky, jako například zástavbu krajiny či přítomnost vegetace a jiných pro ptáky atraktivních elementů (Klem, 1989).

Aktuálnější práce odhalily, že míra kolizí není pouhou funkcí populační denzity, jak ve svých studiích tvrdí Klem (1989, 1990a), ale celý vztah je výrazně složitější (Kahle et al., 2016; Sabo et al., 2016). Některé druhy vyskytující se hojně v oblastech častých kolizí vykazují relativně nízkou frekvenci střetů (Dunn, 1993; Elmore et al., 2020; Hager et al., 2008). Mezi tyto druhy patří například vrabec domácí (*Passer domesticus*) (Hager et al., 2013). Naopak některé druhy s relativně nízkou početností v rizikových oblastech vykazují zvýšenou míru mortality v důsledku kolizí. Typickým příkladem v Severní Americe je lesňáček oranžovotemenný (*Seiurus aurocapilla*) (Hager et al., 2008).

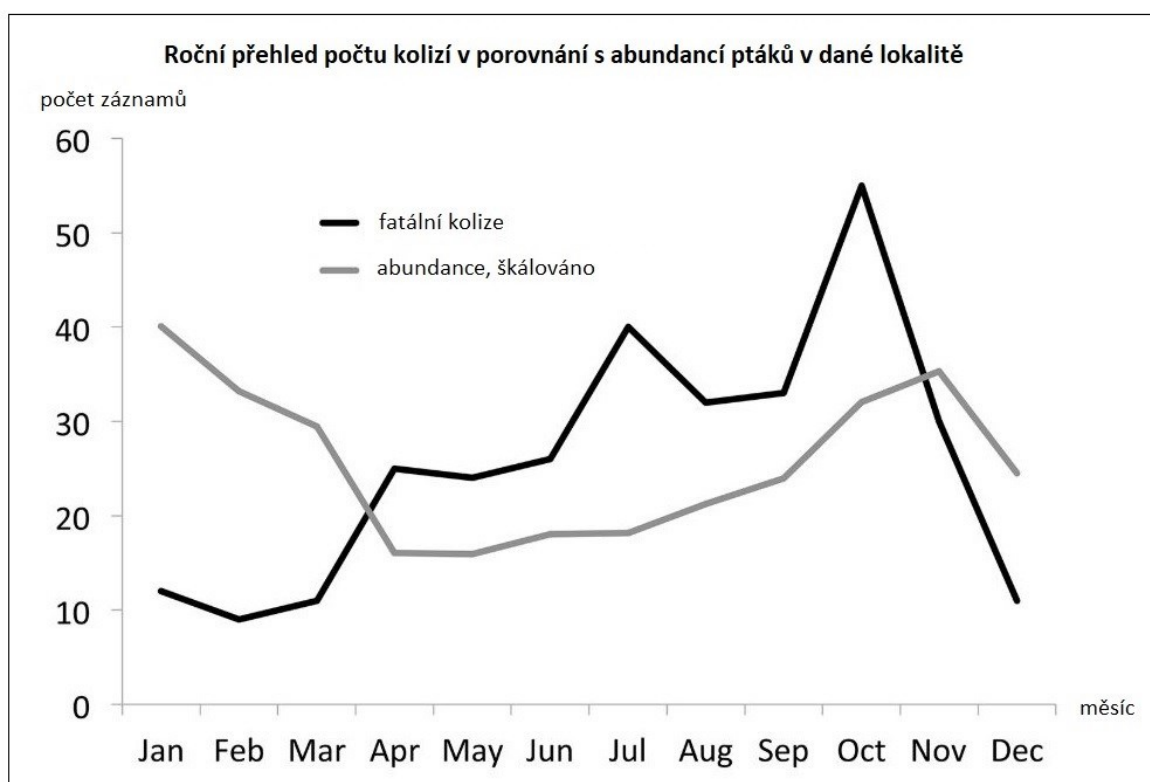
Existují dokonce případy, kdy mezi časté oběti kolizí patří ohrožené druhy, jejichž populace jsou v tuto chvíli na ústupu a populační denzita je tak výrazně nižší. Tyto případy jsou znepokojivé především z ochránářského hlediska (Arnold & Zink, 2011). Studie z Kostariky ve svém výčtu obětí zaznamenala podle Červeného seznamu IUCN 5 druhů téměř ohrožených a 1 druh zranitelný. Další 4 druhy jsou podle Národního systému chráněných území Kostariky ohroženy vyhynutím. Populace více než třetiny zaznamenaných druhů měly v danou dobu klesající početní trend. Ačkoliv byly získány důkazy o tom, že ke kolizím dochází i u vzácných či ojediněle se vyskytujících druhů, více než 90 % druhů v této studii patřilo mezi běžné a početné lokální rezidenty (Menacho-Odio et al., 2019).

Lokální abundance je stejně jako frekvence kolizí v průběhu roku velice dynamická (Kahle et al., 2016). V zimním období je četnost kolizí výrazně nižší, než jakou bychom na základě samotné abundance předpokládali (Hager et al., 2008; Kahle et al., 2016). Naopak k výrazně většímu počtu kolizí dochází u stejně početných populací v období jara (Hager et al., 2008). Od jara do podzimu abundance roste postupně s přibývajícími mláďaty. Zároveň v tomto období počet kolizí výrazně převyšuje předpoklady. Největší nepoměr mezi zvýšenou frekvencí kolizí a relativně nižší abundancí byl zjištěn na jaře a na podzim, v severoamerické studii ze San Francisca konkrétně v červenci a říjnu. Vysvětlením tohoto jevu je pravděpodobně role jarní a podzimní migrace, se kterou souvisí intenzivní přísun sezónních rezidentů a rozsáhlé migrační pohyby (Obr. 2) (Kahle et al., 2016). Tažné druhy jsou ke kolizím nadměrně náchylné bez ohledu na aktuální abundanci (Wittig et al., 2017).

S narůstající početností ptáků v okolí prosklené plochy vzrůstá i pravděpodobnost kolize. Na této skutečnosti staví Klem (1989) svou „hypotézu environmentálních zdrojů“ která tvrdí, že míra kolizí vzrůstá za přítomnosti atraktivních prvků lákajících velké množství ptáků do blízkosti lidských obydlí. Pokud dojde k omezení počtu těchto prvků, podaří



se snížit i počet kolizí (Klem, 1989). Populační denzita je ve výsledku pouze částečným prediktorem četnosti srážek. Bylo zaznamenáno mnoho případů častých kolizí lokálně vzácných druhů a zároveň sporadické kolize druhů lokálně hojných (Wittig et al., 2017). Náchylnost ke kolizím je vysoce mezidruhově variabilní a představuje komplexní problém, který nelze vyhodnotit na základě jediné specifické vlastnosti. Plnohodnotné vysvětlení frekvence kolizí tak mohou poskytnout pouze údaje o lokální denzitě a vlastnostech druhu dohromady. Samy o sobě nemají tyto faktory pro predikci počtu kolizí dostatečnou výpovědní hodnotu (Borden et al., 2010; Wittig et al., 2017).



**Obr. 2:** Roční přehled počtu kolizí v porovnání s abundancí ptáků v dané lokalitě

Abundance byla odvozena na základě počtu jedinců zaznamenaných v daném měsíci. Následně byla škálována tak, aby relativně odpovídala počtu fatálních kolizí. Křivka abundance by tudíž měla přibližně představovat očekávaný počet kolizí v závislosti na absolutní celkové abundanci. Upraveno podle Kahle et al., 2016.

### 3.2 Tělesná velikost

První studie zohledňující vliv tělesné velikosti na náchylnost druhu ke kolizím došly k velice obecnému a těžce zpochybnitelnému závěru, že ke kolizím může potenciálně docházet u ptáků všech velikostí (Klem, 1989). Podrobnější výzkum ukázal, že ke střetu s prosklenou překážkou jsou náchylné především malé a středně velké druhy. Větší ptáci, jako například sovy, ještěři nebo raci se obětmi prosklených ploch stávají velice zřídka (Kahle et al.,

2016; Longcore et al., 2013). Tento poznatek byl potvrzen i výsledkem studie z Kostariky, kdy až 81 % z celkového počtu zaznamenaných druhů tvořily drobné druhy s průměrnou váhou nižší než 80 gramů (Menacho-Odio et al., 2019).

Přestože k serióznímu závěru chybí více podrobných dat, jako jedno z možných vysvětlení se nabízí souvislost tělesné velikosti, rychlosti metabolismu a schopnosti manévrování během letu. Ptačí druhy s menší tělesnou velikostí, a tedy rychlejším metabolismem jsou zpravidla schopny lépe korigovat pohyb, což vede k velice rychlému a obratnému letu (Healy et al., 2013). Tyto druhy, jak již bylo zmíněno výše, mají zpravidla navíc schopnost ultrarychlého vidění, což může implikovat rychlou odpověď na různé environmentální prvky (Boström et al., 2016). Ačkoliv by tyto adaptace mohly být předpokladem efektivního předcházení kolizím, více pravděpodobný je naprosto opačný závěr. Drobné druhy se patrně díky svým adaptacím pohybují neohroženým prudkým letem a v důsledku toho kolidují ve vysokých rychlostech neslučitelných s přežitím. Důkazem může být zvýšená mortalita následkem kolizí u ptačích taxonů vyznačujících se vůbec největší redukcí tělesné velikosti, jako jsou například kolibříci (*Trochilidae*) nebo ledňáčci (*Alcedinidae*) (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016; Wittig et al., 2017).

### 3.3 Věk

V minulosti byly zpracovány studie, které nenalezly žádnou souvislost mezi věkem a náchylností jedince ke kolizím. Podle jejich předpokladu u ptáků s přibývajícím věkem nedochází k osvojení pohybových návyků v rámci domovského okrsku, které by snižovaly pravděpodobnost jejich kolize s překážkou (Klem, 1989; Sabo et al., 2016). Aktuálně však existuje mnoho materiálů, které danou souvislost komplexně rozebírají a s tímto názorem se rozcházejí.

Determinace věku u usmrcených jedinců probíhá na základě vnějších charakteristik, významná je především barva a struktura peří a množství osifikovaných částí lebky (Kahle et al., 2016). Výsledkem je rozdělení vzorků na juvenilní jedince vylíhnuté v roce měření a dospělé jedince vylíhnuté v kterémkoliv roce předchozím. Juvenilní jedinci jsou statisticky významně náchylnější ke kolizím než dospělci a mohou kolidovat až s dvojnásobnou frekvencí (Kahle et al., 2016; Newton et al., 1999; Russ & Zink, 2021). Výrazný nepoměr ve frekvenci kolizí obou věkových kategorií je zaznamenán především v období od května do září, kdy jsou mláďata čerstvě po opuštění hnízda nejzranitelnější a počty jejich kolizí

násobně přesahují počty kolizí dospělců (Kahle et al., 2016; Menacho-Odio et al., 2019). V období od října do prosince se poměr obrací a kolizí dospělců může být zaznamenáno stejně nebo nepatrně více než kolizí mláďat. To lze však vysvětlit hned dvěma způsoby. Zaprvé ke konci kalendářního roku jsou již ptačí mláďata dostatečně obratná a zkušená na to, aby v některých případech fatálním kolizím zvládla předejít. Zadruhé se v tomto období jedná již o téměř dospělé jedince s plně osifikovanou lebkou a vybarveným peřím a je tudíž velice obtížné bezchybně rozlišit jedince narozené v daném roce a v letech předchozích. Výsledky určování věku jedinců nalezených během podzimu a zimy tak mohou být zavádějící (Kahle et al., 2016). Z těchto výsledků však nepochybně vyplývá, že na počátku sezony jsou mláďata výrazně zranitelnější než později v období podzimu a zimy (Kahle et al., 2016; Newton et al., 1999). Tyto výsledky potvrzuje i sumarizace dat o mortalitě krahujce obecného (*Accipiter nisus*), která v rámci kalendářního roku nachází dvě období zvýšené četnosti kolizí. První od února do dubna, kdy kolidují především dospělci. V tomto období na sklonku zimy je pro dravce drastický nedostatek potravy a ptáci v důsledku toho létají za potravou na větší vzdálenosti, což je činí celkově zranitelnějšími. Druhé období následuje od srpna do září, kdy kolidují především mláďata, která se na sklonku léta osamostatňují od rodičovské péče (Newton et al., 1999). Od vrcholu hnízdní sezony po konec kalendářního roku počet zaznamenaných kolidujících mláďat z výše uvedených důvodů konstantně klesá (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016; Newton et al., 1999).

Na přelomu ustávající rodičovské péče a úplné samostatnosti začínají juvenilní jedinci podnikat rozsáhlé přelety, především za zdroji potravy. Pohyblivost mláďat po opuštění hnízda, a tedy jejich náchylnost ke kolizím je proto definována především potravní strategií příslušného druhu. Frugivorní a insektivorní specialisté, tedy druhy se značně limitovanými zdroji potravy mají vysoce disperzní mláďata, která záhy po opuštění hnízda přelétají na dlouhé vzdálenosti (Whittaker & Marzluff, 2012). Příkladem může být drozd stěhovavý (*Turdus migratorius*), jehož mláďata po osamostatnění podnikají dlouhé a značně chaotické lety. Pro tento druh byl zároveň zaznamenán vysoký stupeň mortality mláďat v důsledku kolizí (Hager & Craig, 2014). Stejně tak jsou výrazně pohyblivější mláďata tažných druhů, která taktéž kolidují s vyšší frekvencí (Whittaker & Marzluff, 2012). Oproti tomu mláďata stálých a semenožravých druhů bývají po osamostatnění málo pohyblivá a nedochází u nich k výrazné disperzi. Pro tyto juvenilní jedince nebyla zaznamenána téměř žádná mortalita v důsledku kolizí (Hager & Craig, 2014; Whittaker & Marzluff, 2012).

Mortalita mláďat má na populační úrovni méně negativních konsekvencí než mortalita dospělců. Při zvýšené úmrtnosti zkušených dospělců dochází v populaci ke ztrátě úspěšně se rozmnožujících jedinců. Na rozdíl od toho ztráta mláďat není tolik fatální vzhledem k nejistotě, zda přežijí první migraci a zimování a zda budou schopna dosáhnout reprodukčního úspěchu. Dospělci tažných druhů za sebou mají již minimálně dvě úspěšné migrace, jednu podzimní a jednu jarní. Díky této zkušenosti mohli získat schopnost vyhýbat se překážkám antropogenního původu, se kterými během migrace bezesporu přišli do styku (Russ & Zink, 2021).

Na základě výše zmíněných výsledků můžeme usoudit, že mláďata jsou čerstvě po opuštění hnízda více náchylná ke kolizím než později v daném roce a že u stálých druhů dochází k osvojení schopnosti vyhýbat se překážkám (Kahle et al., 2016; Russ & Zink, 2021). Náchylnost ke kolizím je u různých starých jedinců značně proměnlivá v závislosti na ročním období i na aktuální abundanci. Náchylnost mláďat ke kolizím je patrně důsledkem nedostatku zkušeností s pohybem a okolním prostředím (Kahle et al., 2016). Naopak frekvence kolizí dospělců je závislá na behaviorálních projevech spojených s migrací a rozmnožováním. Pokud dochází k jejímu zvýšení na začátku období rozmnožování, je to v důsledku zvýšené aktivity dospělců připravujících se na hnízdění (Hager & Craig, 2014).

### **3.4 Pohlaví**

Překvapivě pouze málo praktických studií se při určování vzorků soustředí kromě jiných atributů také na pohlaví usmrcených jedinců. Poprvé se vliv pohlaví na četnost kolizí snažil rozklíčovat již Klem ve své studii z roku 1989. Na základě svých výsledků tvrdí, že samci jsou ke kolizím stejně náchylní jako samice (Klem, 1989). Tato studie však svůj závěr staví na relativně malém počtu vzorků v řádu jednotek a nezohledňuje vliv sezónních behaviorálních změn obou pohlaví.

Nově byly zaznamenány zcela odlišné výsledky. V jedné z relativně aktuálních studií bylo z 277 zaznamenaných fatálních kolizí pouhých 93 jedinců (34 %) samičího pohlaví zatímco zbylých 184 jedinců (66 %) představovali samci. Největší nepoměr, tedy až 2.5 zaznamenaných samců vůči 1 zaznamenané samici byl zaznamenan v období února, května a od srpna do října (Kahle et al., 2016). Samci jsou pravděpodobně ke kolizím náchylnější vzhledem ke své vyšší agresivitě a celkově větší pohyblivosti v důsledku obhajoby teritoria a pronásledování konkurenčních samců (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016). Nepoměr

počtu kolidujících samců a samic v období jara lze taktéž vysvětlit sníženou pohyblivostí samic, které v tomto období sedí na vejcích (Newton et al., 1999). K některým kolizím u samců může navíc docházet v souvislosti se složitými letovými pohyby během námluv (Basilio et al., 2020).

Bohužel pro některé vzorky není možné ani v rámci pitvy pohlaví s přesností určit. Mezi takovými případy můžeme předpokládat vyšší frekvenci samic, jejichž gonády bývají především v juvenilním období hůře detekovatelné než gonády samců (Russ & Zink, 2021). Vzhledem k tomu, že některé datasety obsahují téměř polovinu vzorků neurčitého pohlaví (Menacho-Odio et al., 2019), může docházet k poměrně zkresleným úsudkům. Dostatečně uspokojivé závěry nám však přináší řada ucelených výzkumů, které se jednoznačně shodují na vyšší frekvenci kolizí zaznamenané u jedinců samčího pohlaví (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016; Russ & Zink, 2021).

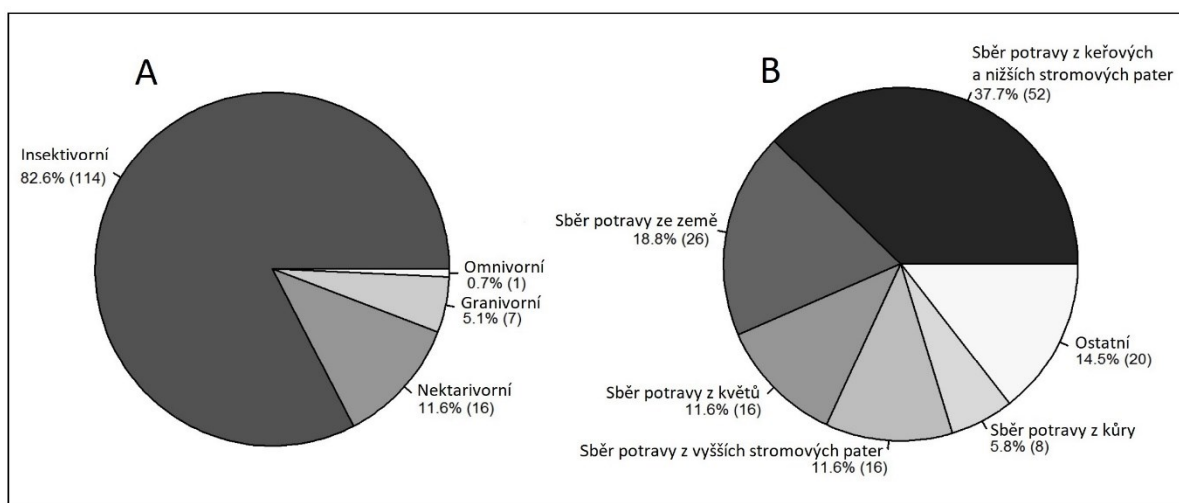
### 3.5 Potravní strategie

Typ potravy a s ním související potravní chování mohou být nepochybně rozhodujícím ekologickým faktorem pro zvýšenou či sníženou tendenci ke kolizím (Basilio et al., 2020). Z hlediska složení potravy se jako nejzranitelnější prokázaly insektivorní druhy, hned po nich druhy nektarivorní a frugivorní (Menacho-Odio et al., 2019; Wittig et al., 2017). Nektarivorní ptáci, v mnoha amerických studiích zastoupení především hojně rozšířenými kolibříky (*Trochilidae*), jsou pro získávání své potravy adaptováni redukcí tělesné velikosti a rychlým letem. Podnikají navíc lety na dlouhé vzdálenosti k ověřeným potravním zdrojům, což celkově zvyšuje jejich aktivitu a tedy i pravděpodobnost střetu s překážkou (Graham, 1997; Kahle et al., 2016). Kolibříci mohou být do urbánních zahrad lákáni především přítomností kvetoucích rostlin a krmítek (Menacho-Odio et al., 2019), což v souladu s Klemovou hypotézou (viz výše) zvyšuje pravděpodobnost jejich kolize.

Wittig et al. (2017) přišli s teorií, že náchylnost ptáků ke kolizím je ovlivněna vertikální úrovní, ve které jsou zvyklí shánět potravu. Zatímco sběr potravy z keřů a stromů („foliage gleaning“), zvyšuje pravděpodobnost kolize, sběr potravy ze země („ground gleaning“) tuto pravděpodobnost snižuje. Ptáci sbírající potravu z vegetace bývají přivyklí k letu v omezených prostorách hustého podrostu (Ocampo-Peñuela et al., 2016; Wittig et al., 2017). Prosklenou plochu obklopenou vegetací si tak jednoduše spletou s průchody v houštinách a snaží se proletět (Wittig et al., 2017). Přítomnost heterogenní vegetace

v urbánním prostředí láká větší počet hmyzu, čímž stoupá i abundance ptačích insektivorů (Clergeau et al., 1998). V důsledku toho je kombinace vazby na lesní porost a insektivorní potravní strategie významným prediktorem vysoké náchylnosti ke kolizím (Obr. 3) (Wittig et al., 2017; Elmore et al., 2020). Druhy zvyklé na hustý vegetační porost často kolidují v urbánním prostředí bohatém na vegetaci. Naopak druhy adaptované k hledání potravy v otevřeném prostranství často kolidují ve vysoce urbanizovaném prostředí s velkým počtem antropogenních struktur a nízkým zastoupením vegetace (Cusa et al., 2015).

Omnivorní druhy jsou často adaptovány na urbánní prostředí a dokáží jako potravní zdroje využívat i vedlejší produkty lidské činnosti, například odpadky, což přispívá jejich úspěšnému přežití v blízkosti lidských obydlí (Clergeau et al., 1998). Ačkoliv je omnivorní potravní strategie mezi ptáky hojně zastoupena a omnivorní druhy mohou v některých urbanizovaných oblastech tvořit až 90 % populaci (Clergeau et al., 1998), bývají příslušníci této ekologické strategie ke kolizím velice málo náchylní (Wittig et al., 2017). Stejně tak karnivorní a mrchožraví ptáci bývají v záznamech kolizí s prosklenými překážkami přítomní spíše výjimečně (Menacho-Odio et al., 2019). Draví ptáci lovící v otevřených krajinách se často stávají obětmi kolizí s ojediněle stojícími překážkami antropogenního původu, jako jsou například větrné turbíny nebo dráty elektrického vedení (Martin, 2011). I u těchto specialistů však může hrát zásadní roli typ preferované potravy. Například poštolka obecná (*Falco tinnunculus*) lovící primárně pozemní savce je ke kolizím mnohem méně náchylná než krahujec obecný (*Accipiter nisus*), který v letu vyhledává především jiné drobnější ptáky (Newton et al., 1999).



**Obr. 3:** Frekvence kolizí v závislosti na potravní strategii (A) a místu sběru potravy (B). Upraveno podle Wittig et al., 2017.

Velice specifickým příkladem je brkoslav americký (*Bombycilla cedrorum*), který byl několikrát zaznamenán jako oběť kolize s budovou po pozření alkoholu (Fitzgerald et al., 1990; Ocampo-Peñuela et al., 2016). Tento plodožravý druh se mimo jiné živí bobulemi hlohu (*Crataegus* spp.), které v jarním období vlivem zvýšené teploty přirozeně fermentují a v trávicím traktu působí toxicky. Ptáci mají vlivem intoxikace potíže s létáním a jsou dezorientovaní, což může vést k fatálním kolizím (Fitzgerald et al., 1990).

### 3.6 Taxonomická příslušnost

Za prediktor četnosti kolizí lze považovat i taxonomickou příslušnost druhu (Loss et al., 2014). Podle náchylnosti ke kolizím můžeme jednotlivé druhy rozdělit do dvou základních kategorií, „supercolliders“ a „superavoiders“ (Arnold & Zink, 2011; Nichols et al., 2018). Jako „supercolliders“ označujeme ty druhy, jejichž náchylnost ke kolizím je podstatně vyšší, než jakou bychom předpokládali na základě početnosti jejich populací. Naopak jako „superavoiders“ označujeme druhy, které i přes svoji relativně vysokou početnost nacházíme v záznamech o kolizích velice zřídka a pravděpodobnost jejich kolize je tedy velice nízká (Nichols et al., 2018). Statistické rozdíly v pravděpodobnosti kolizí jsou velice významné a mezi jednotlivými druhy se mohou lišit řádově (Arnold & Zink, 2011).

Na základě více než 90 000 shromážděných vzorků patří v Severní Americe mezi nejčastější oběti kolizí strnadec bělohrdlý (*Zonotrichia albicollis*), strnadec zimní (*Junco hyemalis*), strnadec zpěvný (*Melospiza melodia*) a lesňáček oranžovotemenný (*Seiurus aurocapilla*). Všechny tyto druhy, které společně tvořily více než třetinu získaných záznamů, jsou typickými a hojně rozšířenými zástupci severoamerických pěvců (*Passeriformes*) (Loss et al., 2014). Pěvci mohou v rámci datasetu představovat i více než 90 % veškerých zaznamenaných kolizí (Longcore et al., 2013; Menacho-Odio et al., 2019). Zatímco někteří zástupci tohoto obrovského ptačího řádu patří mezi typické „supercolliders“, jejich jiní relativně blízcí příbuzní mohou být ke kolizím náchylní pouze nepatrně. Typickým příkladem je poměrně hojná, byť sporadicky kolidující strnádka růžovozobá (*Spizella pusilla*) (Nichols et al., 2018).

Loss et al. (2014) stojí za vznikem seznamu vysoce zranitelných taxonomických skupin, jejichž zástupci vykazují statisticky nejvyšší počet kolizí nezávisle na podmínkách prostředí. Na předních příčkách seznamu se umístili například kolibříkovití (*Trochilidae*) a rorýsovití (*Apodidae*) spadající do řádu Svišťouni (*Apodiformes*). Zástupci obou taxonomických

skupin se vyznačují velice rychlým letem, což může predikovat jejich zvýšenou mortalitu v důsledku kolizí. Kolize, ke kterým dochází ve vysokých rychlostech, pro tyto drobné ptáky většinou končí fatálně (Kahle et al., 2016). Jako další vůbec nejzranitelnější čeledi byli identifikováni lesňáčkovití (*Parulidae*) a drozdovití (*Turdidae*) (Menacho-Odio et al., 2019; Wittig et al., 2017). Tyto čeledi mohou společně s kolibříky tvořit až 70 % všech zaznamenaných kolizí (Wittig et al., 2017). Naopak jako jedna z nejméně zranitelných čeledí byli klasifikováni vlaštovkovití (*Hirundinidae*) (Arnold & Zink, 2011; Loss et al., 2014).

Zvýšená zranitelnost zástupců čeledi kolibříkovitých může být vysvětlena především jejich tělesnou fragilitou, behaviorální teritorialitou a s ní související agresí (Kahle et al., 2016; Menacho-Odio et al., 2019). Dalším významným faktorem je bezesporu jejich potravní ekologie, jejíž součástí jsou dlouhé lety za vzdálenými zdroji kvalitní potravy, přispívající k celkové pohyblivosti a tedy zvýšené pravděpodobnosti střetu (Graham, 1997). Nejčastěji kolidujícím druhem zastupujícím tuto čeleď je bezesporu kolibřík rubínohrdlý (*Archilochus colubris*), který taktéž na základě svých nepříliš početných populací patří do kategorie „supercolliders“ (Elmore et al., 2020; Hager & Craig, 2014; Wittig et al., 2017). S podobnými fyziologickými adaptacemi jsou velice zranitelní také ledňáčkovití (*Alcedinidae*), v rámci kolizí nejčastěji reprezentovaní rybaříkem pruhoprstým (*Megaceryle alcyon*) (Hager & Craig, 2014). Kolibříkovití, drozdovití a lesňáčkovití bývají vázaní na hustý vegetační podrost, v důsledku čehož jsou zvyklí na rychlý pohyb při zemi v omezených prostorách velice husté vegetace. Tato adaptace je činí náchylnějšími ke kolizím v urbanizovaném prostředí (Klem, 2014; Menacho-Odio et al., 2019; Ocampo-Peñuela et al., 2016).

Ačkoliv můžeme na základě statistik jednotlivé druhy a vyšší taxonomické jednotky s ohledem na tendenci ke kolizím vzájemně porovnávat, rozhodujícím faktorem není jejich fylogenetická příbuznost, ale ekologické a etologické rysy, které jsou pro daný taxon typické. Významnou roli může hrát například lokální populační denzita v kombinaci s potravním chováním a migračními pohyby (Nichols et al., 2018). Objektem budoucího výzkumu by se měly stát především druhy, jejichž náchylnost ke kolizím zatím neumíme vysvětlit jinak než na základě taxonomické příslušnosti. Objasnění dalších fyziologických a behaviorálních aspektů korelujících s pravděpodobností kolizí má potenciál odhalit, zda existují evoluční vysvětlení pro souvislosti na vyšších taxonomických úrovních.



## **4 Etologické aspekty kolizí**

Kolize ptáků s prosklenými překážkami nejsou důsledkem samotných ekologických charakteristik, ale jejich kombinace s behaviorálními projevy jedinců, populací či druhů (Hager & Craig, 2014; Klem, 1989). Většina fyziologických a behaviorálních změn organismů je cyklická a tudíž dochází k jejich pravidelné sezónní proměnlivosti (Kumar et al., 2010). Z tohoto důvodu můžeme předpokládat i sezónní proměnlivost ve frekvenci kolizí.

### **4.1 Cirkadiánní rytmy**

Frekvence kolizí v průběhu dne bezpochyby odráží denní aktivitu ptáků (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016). Ptáci vykazují nejvyšší aktivitu za úsvitu nebo časně po východu slunce a s postupující denní dobou aktivita většiny druhů postupně klesá (McNamara et al., 1987; Robbins, 1981). Naprostá většina kolizí ptáků se skly se odehrává během dne a to především v brzkých ranních hodinách (Klem, 1989; Loss et al., 2019). K nejvyššímu počtu kolizí dochází při rozednění a následně okolo 10. – 11. hodiny dopolední (Kahle et al., 2016), zatímco po 16. hodině odpolední se počty kolizí blíží nule. V některých případech mezi tímto hraničním časem a rozbřeskem následujícího dne nebyla zaznamenána žádná kolize (Hager & Craig, 2014). Můžeme předpokládat, že nejvyšší frekvence kolizí v ranních hodinách odpovídá maximální aktivitě ptáků v čase východu slunce (Kahle et al., 2016). Naopak útlum v odpoledních hodinách může reflektovat sníženou aktivitu v důsledku termoregulace během extrémních teplot (Hager & Craig, 2014).

Mnoho nočních migrantů za úsvitu přerušuje tah a přistává k zemi (McNamara et al., 1987). Kolize zaznamenané v brzkých ranních hodinách mohou být důsledkem sestupu těchto ptáků slétajících na zem k odpočinku a hledání potravy (Borden et al., 2010; Nichols et al., 2018). Jejich náchylnosti během sestupu může výrazně přispívat spánkový deficit a snížená viditelnost v důsledku šera nebo světelného znečištění (Nichols et al., 2018). Kolize, ke kterým dochází v průběhu noci, jsou patrně důsledkem zmatení nočních migrantů vlivem umělého nočního osvětlení (viz dále).

### **4.2 Behaviorální změny v průběhu roku**

Během celého roku podstupují ptáci přesně časované fyziologické a behaviorální změny jako například hnízdění, přepeřování nebo jarní a podzimní tah. Změny bývají odpovědí na vnější

environmentální vlivy, významnou roli hraje především fotoperioda, průměrná denní teplota a dostupnost potravy (Gwinner, 1996; Kumar et al., 2010). Přestože se většina autorů shoduje v závěru, že ke kolizím dochází nejčastěji v průběhu jara a podzimu důsledkem migrace (Borden et al., 2010; Hager et al., 2013; Loss et al., 2014; Ocampo-Peñuela et al., 2016), existují také názory, že stejně vysoké riziko přináší i jarní a časně letní období rozmnožování (Hager et al., 2013; Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016). Naopak výrazný útlum v ptačí aktivitě a tedy sníženou frekvenci kolizí můžeme předpokládat v průběhu zimy (Hager & Craig, 2014).

#### **4.2.1 Jaro a léto; období námluv, hnízdění a vyvádění mláďat**

Významné procento obětí kolizí v průběhu jara a léta představují jedinci vykazující behaviorální změny spojené s rozmnožováním (Klem, 1989). Zvýšená frekvence kolizí během období rozmnožování může mít hned několik příčin. Podstatnou roli hrají behaviorální projevy spojené s tokem, jako například námluvné rituály, obhajoba teritoria a celkově zvýšená agresivita samců (Hager & Craig, 2014). Někteří samci agresivně napadají svůj vlastní odraz ve skle, což může vyústit ve fatální zranění (Klem, 1989). Dalším významným faktorem je růst populace, do které přibývají nezkušená mláďata náchylná ke kolizím (Kahle et al., 2016), v důsledku čehož vzrůstá lokální abundance taktéž implikující vyšší frekvenci kolizí (Hager et al., 2008; Kahle et al., 2016). Během hnízdni sezony navíc frekvence kolizí fluktuuje v závislosti na migračním chování. Společenstva hnízdících ptáků bývají složena jak ze stálých druhů, tak z migrantů na krátké i dlouhé vzdálenosti, kteří v dané lokalitě tráví pouze část roku. Začátek hnízdni sezony je druhově specifický a proměnlivý v závislosti na geografické poloze. Například na západním pobřeží Severní Ameriky mohou stálé druhy začít s hájením teritoria již na sklonku zimy, zatímco tažní ptáci s dlouhými migračními trasami se k hnízdění připravují až na přelomu června a července kdy vrcholí léto. V důsledku rozdílného časování toku u jednotlivých druhů jsou v průběhu celého léta počty kolizí víceméně vyrovnané (Hager & Craig, 2014).

Kolize ptáků s budovami jsou výrazně ovlivněny aktivitou a letovými vzorci, jako je rychlost, přeletová vzdálenost a rozptyl (Klem, 1989). Chování spojené s péčí o mláďata aktivitu významně zvyšuje. Dospělci pečující o potomstvo podstupují více než dvojnásobný počet letů v porovnání s dospělci sedícími na vejcích nebo nehnízdícími dospělci (Stantial & Cohen, 2018). Na studii terejů bílých (*Morus bassanus*) ve vztahu ke kolizím s větrnými turbínami bylo prokázáno, že důsledkem péče o mláďata může být náchylnost ke střetu

s překážkou antropogenního původu až 8x vyšší (Lane et al., 2020). Zvýšenou aktivitu vykazují bez rozdílu rodiče prekociálních i altriciálních mlád'at. Zatímco rodiče prekociálních mlád'at ostražitě hlídají pohyblivé potomstvo a mnoho energie investují do jeho obrany, rodiče altriciálních mlád'at podstupují četné lety za potravou. Čas strávený letem navíc výrazně stoupá s narůstající vzdáleností kvalitních potravních zdrojů (Stantial & Cohen, 2018). Přestože náchylnost ke kolizím zůstává i v tomto období závislá na nesčetném množství proměnlivých faktorů, můžeme závěrem dedukovat, že období toku a vyvádění mlád'at je z hlediska kolizí s překážkami vysoce rizikové (Hager & Craig, 2014; Kahle et al., 2016).

#### **4.2.2 Zima; období útlumu aktivity**

V zimním období bezesporu dochází k nejnižšímu počtu kolizí v rámci celého roku (Bayne et al., 2012; Hager & Craig, 2014; Kummer et al., 2016; Schneider et al., 2018). Lokální společenstva před zimou podstupují výrazné obměny, v některých oblastech je až 80 % ptačích druhů tažných a odlétá na zimoviště (Bayne et al., 2012). Zimní komunity jsou následně tvořeny kombinací stálých rezidentů a druhů, které přimigrovaly zimovat z cizích krajín (Clergeau et al., 1998). Tyto dočasně přistěhované druhy často pochází z oblastí, kde se přirozeně nesetkávají s urbanizovaným prostředím a mohou být náchylnější ke střetu s překážkami antropogenního původu. Naopak rezidentní druhy, které v dané oblasti zůstávají po celý rok, lokální prostředí důvěrně znají a mohou být ke kolizím potenciálně méně náchylné (Kummer et al., 2016).

Rizikovou skupinu v zimním období představují synantropní ptáci stahující se do blízkosti lidských obydlí, kde vyhledávají útočiště a potravu. Největší počet kolizí proto bývá zaznamenán na budovách obklopených vegetací a krmítky, které jakožto atraktanty výrazně zvyšují abundanci semenožravých ptáků (Dunn, 1993; Klem, 1989). Vyhladovělí frugivoři bývají často lákáni ovocnými stromy, na kterých se nachází zbytky výživných podzimních plodů, například jablek, jeřabin a bobulí břečťanu (Brown et al., 2019). Hustá vegetace, krmítka a jiné prvky atraktivní pro zimující ptáky se nachází především ve venkovském prostředí. Z toho důvodu bývají vysoce urbanizované oblasti z hlediska kolizí v zimním období méně rizikové (Kummer et al., 2016). Ke snížení počtu kolizí v zimě může vést také absence zelené vegetace. Opadavé stromy bez zeleného listí nevytváří v oknech iluzorní

odrazy, které by ptáky lákaly k pokusu o průlet prosklené plochy (Basilio et al., 2020; Kummer et al., 2016).

#### **4.2.3 Jaro a podzim; období migrace**

Období tahu je spojeno s vůbec nejvyšší mortalitou v důsledku kolizí v rámci celého roku (Borden et al., 2010; Hager et al., 2013; Kahle et al., 2016; Loss et al., 2014; Ocampo-Peñuela et al., 2016). Přestože jarní a podzimní migrace společně představují pouze zhruba polovinu trvání roku, dochází v této době až k 90 % ročně zaznamenaných kolizí (Borden et al., 2010; Ocampo-Peñuela et al., 2016).

Tažní ptáci, tedy ti kteří dvakrát ročně podstupují přelety mezi zimovištěm a hnízdištěm, představují vůbec nejzranitelnější ptačí ekologickou skupinu (Arnold & Zink, 2011; Borden et al., 2010; Hager et al., 2008, 2013; Loss et al., 2014, 2019). V porovnání se stálými druhy kolidují s výrazně vyšší frekvencí (Klem, 1989; Palacín et al., 2017), často mohou představovat až  $\frac{3}{4}$  usmrčených jedinců (Ocampo-Peñuela et al., 2016). Vhodným příkladem ilustrujícím zvýšenou náchylnost migrantů ke střetu s různými překážkami antropogenního původu může být částečně stěhovavý drop velký (*Otis tarda*), jehož populace se skládá z tažných jedinců i stálých rezidentů. V rámci tohoto jediného druhu, tedy bez vlivu odlišných ekologických strategií jako je například tělesná velikost či složení potravy, dochází ke střetům s překážkou u tažných jedinců až 3x častěji než u jedinců stálých (Palacín et al., 2017). Stálí jedinci jsou pravděpodobně ke kolizím méně náchylní díky celoročnímu výskytu v důvěrně známém prostředí (Kahle et al., 2016; Sabo et al., 2016) a díky sedentárnímu způsobu života spojenému s celkově méně intenzivní aktivitou (Kahle et al., 2016). Tažní jedinci musí naopak během migrace překonat mnoho rizikových lokalit a přichází do styku s velkým počtem různorodých překážek antropogenního původu (Ocampo-Peñuela et al., 2016). Náchylnost tažných ptáků ke kolizím se odvíjí také od délky migrace. Ptáci migrující na dlouhé vzdálenosti jsou řádově zranitelnější než ptáci překonávající tahem pouze krátkou vzdálenost (Arnold & Zink, 2011).

Podzimní migrace se v porovnání s jarní migrací jeví jako výrazně problematičtější a představuje tak vůbec nejrizikovější období v rámci celého roku (Brown et al., 2020; Kahle et al., 2016). Během podzimního tahu, který na většině území severní polokoule probíhá od srpna do listopadu (Loss et al., 2014), může dojít až k čtyřnásobnému počtu kolizí než během tahu jarního, probíhajícího převážně od března do května (Loss et al., 2014,

2019). Podzimní migrace je riziková především z důvodu přítomnosti obrovského množství juvenilních jedinců vyhlíhnutých na jaře téhož roku (Brown et al., 2020; Loss et al., 2014; Low et al., 2017). Mnoho z těchto nezkušených nedospělých ptáků nemusí svou první migraci a zimování přežít, v důsledku čehož se na jaře ze zimoviště vrací výrazně menší počet jedinců (Brown et al., 2020). Juvenilní jedinci migrující poprvé v životě představují vysoce ohroženou skupinu. U některých druhů jejich tah trvá značně déle, než tah zkušených dospělců, především kvůli potřebě častějších mezipřistání (Maciorowski et al., 2019). Mláďata podstupující migraci poprvé v životě nemají přirozeně zkušenost s oblastmi mezipřistání, kde shání potravu a místo k odpočinku. Zde na ně zároveň může čekat nebezpečí, například v podobě predace (Low et al., 2017).

Mortalita v důsledku migrace má významný dopad na populace tažných druhů (Low et al., 2017). Vyšší riziko spojené s migrací ovlivňuje složení populací částečně tažných druhů, ve kterých dochází ke zvýšení podílu stálých jedinců vůči jedincům tažným. Střet s překážkami antropogenního původu tak dokonce může být příčinou poklesu tažné části ptačích populací a v důsledku i změny migračního chování druhů (Palacín et al., 2017).

#### **4.3 Migrace jako fenomén rizika kolize**

Ptačí migrace je pravidelně se opakující a precizně časovaný jev, striktně vymezený pouze pro určitou denní dobu a pro určitá období v roce (Gwinner, 1996). Jedná se o vysoce energeticky náročný proces, během kterého se střídají fáze letu s fázemi odpočinku a shánění potravy (Kumar et al., 2010).

S blížícím se obdobím migrace začínají ptáci vykazovat specifický behaviorální projev zvaný tahový neklid, neboli „Zugunruhe“ (Gwinner, 1996). Ten se projevuje stereotypními chaotickými pohyby (Kumar et al., 2010), například opakovaným poskakováním a máváním křídly při setrvání na jednom místě (Mouritsen et al., 2004). Jeho důsledkem je zároveň prodloužená doba aktivity během dne (Kumar et al., 2010). Ptáci vykazující tahový neklid se opakovaně orientují k preferovanému směru migrace (Gwinner, 1996), což je výsledek takzvaných „head scanning“ pohybů. Tyto pohyby slouží k upřesnění směru migrace v závislosti na působení geomagnetického pole (Mouritsen et al., 2004). Tahovým neklidem ptáci projevují svoji vysokou motivaci k zahájení migrace (Eikenaar et al., 2014). Tahový neklid zvyšující aktivitu jedince před zahájením migrace může souviset s vyšší náchylností ke kolizím (Klem, 1989).

Řadu nočních migrantů představují druhy s přirozeně diurnální aktivitou, které mimo období tahu v noci spí. Typicky se jedná o mnoho druhů pěvců, kteří prostřednictvím noční migrace unikají predaci a extrémním denním teplotám (Berthold, 1996; podle Rattenborg et al., 2004). U těchto ptáků vlivem fyziologických změn dochází v migračním období k dočasnému vývoji noční aktivity. Změny způsobující intenzivní noční aktivitu jsou vyvolány rozdílným množstvím melatoninu produkovaného epifýzou v závislosti na délce noci (Gwinner, 1996). Výrazně snížené hladiny melatoninu v důsledku zkrácené doby spánku a interference s přirozeným a umělým světlem během noční aktivity vedou k projevům tahového neklidu (Kumar et al., 2010). Bylo prokázáno, že mláďata nočních migrantů před svým prvním odletem na zimoviště podstupují krátké noční lety po okolí. Jejich výsledkem je rozvoj schopnosti orientace podle postavení hvězd na obloze a zmapování hnízdní lokality zvyšující šance na úspěšný jarní návrat (Mukhin et al., 2005).

Migrující ptáci s přirozeně diurnální aktivitou si denní aktivitu zachovávají i v období migrace, kdy celé noci tráví na cestě. Některé druhy mohou spánkový deficit kompenzovat krátkými epizodami mikrospánku během dne (Fuchs et al., 2006). Tito ptáci jsou však všeobecně schopni výrazně omezit množství spánku bez následných fyziologických defektů a zhoršení kognitivních funkcí (Rattenborg et al., 2004). Ačkoliv jsou schopni po celou noc zachovat bdělost a perfektně fungující smyslový aparát, patří noční migranti k nejčastějším oběťm kolizí s překážkami antropogenního původu (Elmore et al., 2020; Klem, 1989). Pravděpodobnost kolize druhů migrujících v noci je až řádově vyšší než pravděpodobnost kolize druhů migrujících přes den (Arnold & Zink, 2011). K nezanedbatelnému počtu kolizí dochází brzy ráno před začátkem aktivity denních migrantů, tedy přesně v čase kdy noční migranti sestupují k zemi (Borden et al., 2010; Nichols et al., 2018).

#### **4.3.1 Hejna**

Tažní ptáci často podstupují cestu společně v početných hejnech. Skupinové rozhodování může zlepšit navigační schopnost celého hejna a zvýšit tak šance na úspěšné dokončení migrace (Berdahl et al., 2018). Setrvání v hejnech ptákům přináší výhody i mimo samotný let, například při antipredačním chování a shánění potravy v oblastech mezipřistání (Larkin & Szafoni, 2008). Zároveň bylo prokázáno, že ptáci migrující v hejnech jsou během letu méně náchylní ke kolizím s překážkami (Kahle et al., 2016; Sabo et al., 2016).

Ptáci migrující v hejnech se během letu rovnoměrně podílí na pozorování okolí a signalizaci případného nebezpečí. Díky tomu mohou jednotlivci s vyšší pravděpodobností detekovat překážky a včas varovat zbytek skupiny (Kahle et al., 2016). Toto zjištění bylo potvrzeno záznamy o kolizích, ve kterých se v porovnání s jednotlivě migrujícími druhy vyskytovalo výrazně méně druhů migrujících skupinově (Sabo et al., 2016). Zároveň jedním z faktorů vysvětlujících sníženou frekvenci kolizí v průběhu zimy může být právě zvýšená tendence některých druhů formovat v tomto období hejna (Kahle et al., 2016).

#### **4.3.2 Světelné znečištění a letová vokalizace**

Významnou hrozbu pro ptáky migrující v noci představuje světelné znečištění (Kyba et al., 2011; Lao et al., 2020; Longcore & Rich, 2004). Umělé noční osvětlení narušuje pravidelné cykly světla a tmy a zastírá přirozený jas oblohy. Důsledkem jeho působení dochází k výkyvům přirozených biorytmů a behaviorálních projevů mnoha skupin organismů (Longcore & Rich, 2004). Negativní účinky světelného znečištění pocítují především migrující ptáci (Horton et al., 2019; Van Doren et al., 2017), kteří se orientují podle zemského magnetického pole, hvězdné oblohy a lineárně polarizovaného světla (viz první kapitola). U migrujících ptáků dochází působením umělého osvětlení ke změnám podoby letu. Dezorientovaní ptáci se vychylují z migrační trasy, aby se přiblížili světelnému zdroji. Často se začínají shlukovat, zpomalovat letovou rychlost, sestupovat níže k zemi a v blízkosti světelného zdroje opakovaně kroužit či vykazovat chaotické a nepravidelné pohyby. Tyto letové změny jsou často doprovázeny hlasovými projevy (Van Doren et al., 2017).

Naprostá většina ptáků migrujících v noci vydává během letu specifické vysokofrekvenční zvuky, takzvané „flight calls“. Jejich primární funkcí je intraspecifická komunikace umožňující především formování a soudržnost tažných hejn a následnou kolektivní navigaci (Hamilton, 1962). Zároveň tyto zvuky mohou značit odpověď na nevšední stimuly přicházející z okolního prostředí, jako je právě světelné znečištění (Winger et al., 2019). Světelné znečištění, které svým působením vyvolává změny behaviorálních odpovědí, četnost těchto zvukových projevů výrazně zvyšuje. V urbanizovaných oblastech s velkým počtem osvětlených objektů se tedy ptáci ozývají výrazně častěji a hlasitěji (Watson et al., 2016; Winger et al., 2019). Bylo prokázáno, že vyšší intenzita akustické komunikace přímo koreluje s počtem kolizí daného druhu (Huppopp et al., 2016; Watson et al., 2016; Winger et

al., 2019). V rámci druhů, které se v rizikových oblastech vyznačují častějším voláním, zároveň dochází k výrazně většímu počtu kolizí, než kolik bychom na základě jejich abundance předpokládali. Zmatené volání v přítomnosti světelného zdroje pravděpodobně působí jako atraktant, jenž do rizikové oblasti vábí další jedince, kteří následně podlehnou nepříznivým vlivům umělého osvětlení (Winger et al., 2019). Důsledkem toho může být denzita ptáků v bezprostřední blízkosti osvětlených objektů až 20x vyšší než v okolí objektů neosvětlených (Van Doren et al., 2017).

Odchytky od standardního letového chování mohou buď přímo vést ke kolizím s budovami, nebo jiným způsobem snižovat šance migrantů na přežití. Ptáci cirkulující v blízkosti osvětlených objektů se mnohdy chovají jako „uvěznění“ a nedokáží světelný zdroj samovolně opustit (Longcore & Rich, 2004). Následkem toho dochází k prodloužení doby migrace a snižuje se pravděpodobnost na včasné a úspěšné dosažení cíle (Watson et al., 2016). Takové změny letového chování jsou navíc vysoce energeticky náročné, v důsledku čehož dochází k úbytku tukových zásob nezbytných k dokončení tahu. Ptákům zároveň hrozí zvýšené riziko predace nebo přímo smrt vyčerpáním (Van Doren et al., 2017). Blikající světlo se osvědčilo jako méně atraktivní a rušivé než světlo svítící konstantně (Rebke et al., 2019). Hned v prvních několika minutách po zhasnutí světel je možné pozorovat zmizení všech behaviorálních anomálií. Ptáci se vzdalují od původně osvětleného objektu, zvyšují rychlost letu a ustává intenzivní akustická komunikace (Van Doren et al., 2017).

Světelné znečištění přímo souvisí s frekvencí kolizí migrujících ptáků s překážkami antropogenního původu. Zároveň počet zdrojů umělého osvětlení s ohledem na růst lidské populace a stoupající míru urbanizace rapidně narůstá. Souhra těchto faktorů nepochybně vede k neúnosně vysoké mortalitě migrujících ptáků (Elmore et al., 2020; Kyba et al., 2011; Longcore & Rich, 2004). Podle předpokladu by ke snížení frekvence kolizí během noci mělo přispět snížení míry osvětlení, tedy takzvaná strategie „lights out“. Tento americký program nabádá ke zhasínání světel v prosklených budovách během období jarní a podzimní migrace (Lao et al., 2020). Vzhledem k intenzitě působení můžeme světelné znečištění považovat za globální ekologickou hrozbu, která výrazně snižuje fitness nočních migrantů a zaslouží si proto větší pozornost výzkumných i ochranářských pracovníků (Kyba et al., 2011).



## 5 Environmentální aspekty kolizí

Každá budova má svá strukturní specifika, která definují její rizikovost z hlediska potenciálních kolizí. Významnou roli hraje výška budovy, velikost fasády, podíl prosklených ploch a jejich sklon (Klem, 1989; Klem et al., 2009; Parkins et al., 2015; Riding et al., 2019). Klem (1989) navíc předpokládá, že signifikantní vliv může mít i orientace prosklených ploch z hlediska světových stran. Pro migranty by podle něj měla největší riziko představovat okna orientovaná na sever a na jih, tedy stojící kolmo k severojižnímu směru migrace. Tato hypotéza však nebyla potvrzena, naopak se ji podařilo vyvrátit. Vzhledem k tomu, že bezpečnost prosklené plochy je markantně ovlivněna působením mnoha jiných faktorů, orientace oken se experimentálně prokázala jako přibližně stejně riziková ve všech směrech (Borden et al., 2010; Kahle et al., 2016). Mnohem významnější, než samotné rysy budovy jsou však charakteristiky prostředí, které budovu obklopuje (Bracey et al., 2016; Klem et al., 2009). Náchylnost ptáků ke kolizím je silně ovlivněna mírou urbanizace a přítomností vegetace nebo jiných pro ptáky atraktivních prvků (Cusa et al., 2015; Hager et al., 2013; Kummer et al., 2016). Náchylnost ptáků ke kolizím může být zároveň závislá i na aktuálním počasí. Více kolizí zpravidla bývá zaznamenáno za nepříznivých povětrnostních podmínek, deště a zatažené oblohy, což jsou faktory vedoucí ke snížené viditelnosti a pravděpodobně dezorientaci letících ptáků (Gelb & Delacretaz, 2009; Huppopp et al., 2016; Rebke et al., 2019). Více mechanismů vedoucích ke snížení či zvýšení frekvence kolizí za konkrétního počasí však zatím nebylo popsáno.

### 5.1 Rozdílná rizika městského a venkovského prostředí

V moderní krajině můžeme pozorovat přechody mezi čistě přírodním, venkovským, příměstským a městským prostředím. Odpovědí na proměnlivé charakteristiky prostředí je gradient složení společenstev a druhové bohatosti. S rostoucí mírou urbanizace druhová bohatost klesá a ve společenstvech zaujímají dominantní postavení synantropní druhy (Blair, 1996; Clergeau et al., 1998). Nejvyšší druhová bohatost se zpravidla nachází v heterogenním prostředí, typicky na přechodu zcela přírodních a urbanizovaných oblastí (Blair, 1996; Hager et al., 2013).

Na změnu krajiny v důsledku antropogenní činnosti reaguje každý druh jinak. Podle schopnosti adaptace na urbanizovanou krajinu můžeme ptačí druhy rozdělit na takzvané „urban exploiters“ a „urban avoiders“. Jako „urban avoiders“ označujeme druhy

nepřizpůsobivé a striktně vázané na netknuté přírodní prostředí (Blair, 1996). Tyto druhy jsou hojně zastoupeny především v oblastech s vysokým podílem vegetace (Cusa et al., 2015). Naopak jako „urban exploiters“ označujeme druhy, které se efektivně zvládly přizpůsobit životu v urbánním prostředí a tvoří zde životaschopné a produktivní populace. Tyto druhy v blízkosti lidských obydlí prosperují a mají zde vysokou pravděpodobnost přežití (Stracey & Robinson, 2012). Pokud jsou tyto druhy stále a obývají urbánní prostředí celoročně, dochází u nich i přes vysokou abundanci k výrazně nižšímu počtu kolizí v porovnání s druhy migrujícími (Kahle et al., 2016). Zatímco v urbánním prostředí dochází ke kolizím především migrujících druhů, stále a celoročně přítomné druhy kolidují často v prostředí suburbánním a venkovském (Hager et al., 2013). Pro migrující druhy mohou urbanizované oblasti představovat pouze oblast mezipřistání nebo nebezpečnou překážku v migrační trase (Riding et al., 2019).

K největšímu počtu kolizí překvapivě nedochází ve vysoce urbanizovaných městských oblastech, ale na jejich okraji, v menších městech a na venkově. Budovy venkovských oblastí jsou zpravidla obklopeny hojnou vegetací, mohou se nacházet v blízkosti lesů a s větší pravděpodobností protínají přirozené biokoridory pohybujících se zvířat (Bayne et al., 2012; Hager et al., 2013). Zároveň je zde přirozeně díky heterogenitě prostředí vyšší druhová bohatost a abundance ptáků (Hager et al., 2013; Loss et al., 2019). Všeobecně lze říci, že počet kolizí klesá s rostoucí mírou urbanizace prostředí (Bracey et al., 2016; Rebolo-Ifrán et al., 2019).

Významným prediktorem četnosti kolizí může být i stáří budov a jejich okolí (Bayne et al., 2012; Clergeau et al., 1998). Podle studie kvantifikující vztah počtu kolizí a stáří budov stoupá frekvence kolizí až 1.2x s každým desetiletím uplynulým od původní výstavby (Bayne et al., 2012). Ve starších městských a vesnických oblastech se většinou nachází větší podíl vegetace, především je zde mnoho starých a vzrostlých stromů (Clergeau et al., 1998), které představují vyšší riziko než nízké rostliny (Schneider et al., 2018). V letitých urbanizovaných oblastech navíc obvykle bydlí více seniorů, kteří často nalézají oblibu v příkrmování ptáků na krmítkách (Davies et al., 2012), což taktéž může vést ke zvýšenému počtu kolizí (viz dále).

## 5.2 Atraktanty v blízkosti prosklených ploch

Atraktivní prvky v okolí budov zvyšují lokální abundanci ptáků, v důsledku čehož můžeme předpokládat i celkově vyšší pravděpodobnost kolize (Hager et al., 2008; Klem, 1989). Přestože atraktanty mohou mít mnoho podob, od vodních a potravních zdrojů až po úkryty a prostory vhodné k hnízdění (Dunn, 1993), mnoho studií se zaměřuje selektivně na souvislost frekvence kolizí s přítomností vegetace a krmítek.

### 5.2.1 Vegetace

Vegetace je pro ptáky nezpochybnitelně vysoce atraktivním krajinným prvkem, jelikož představuje zdroj potravy, poskytuje úkryt před predátory a extrémními teplotami a zároveň nabízí prostory k hnízdění a odpočinku během migračních mezipřistání. Jakožto všestranně prospěšný element tak láká do přítomnosti budov velké množství ptáků (Gelb & Delacretaz, 2006). Zároveň se však mnohdy zrcadlí v blízkých prosklených plochách, čímž vzniká matoucí obraz svádějící ptáky k pokusu o průlet (Gelb & Delacretaz, 2009; Klem, 1989). Mnoho autorů se proto jednoznačně shoduje, že přítomnost vegetace v blízkosti prosklených ploch zvyšuje pravděpodobnost kolizí ptáků s budovami (Cusa et al., 2015; Gelb & Delacretaz, 2006, 2009; Gómez-Martínez et al., 2019; Klem et al., 2009; Loss et al., 2019; Rebolo-Ifrán et al., 2019).

Budovy obklopené velkým množstvím vegetace představují riziko v kterémkoliv krajinném kontextu. Extrémně rizikové mohou být ostrůvky zeleně uprostřed vysoce urbanizovaného prostředí, které jakožto oáza poskytující potravu a útočiště lákají velké množství ptáků z méně úživného okolí (Borden et al., 2010). Za vůbec nejrizikovější můžeme označit budovy s kombinací vysokého podílu prosklených ploch a velkého množství okolní vegetace, která se ve skle zrcadlí (Borden et al., 2010; Gelb & Delacretaz, 2009; Gómez-Martínez et al., 2019; Hager & Craig, 2014; Schneider et al., 2018). Pokud se hustá zeleň nachází v blízkosti budov s minimálním prosklením, nedochází k intenzivnímu zrcadlení, a tedy ani ke zvýšenému počtu kolizí (Borden et al., 2010). Stejně tak pokud se v blízkosti velkých prosklených ploch nenachází příliš mnoho zeleně, nepředstavují tyto plochy neobvykle zvýšené riziko (Gelb & Delacretaz, 2006; Rebolo-Ifrán et al., 2019). Z toho důvodu je počet kolizí výrazně vyšší na budovách obklopených z velké části vegetací, než na budovách obklopených dalšími budovami a jinými strukturami antropogenního původu (Rebolo-Ifrán et al., 2019). Pravděpodobnost kolize na oknech reflektujících vegetaci může

být až řádově vyšší než na oknech, která vegetaci nereflektují (Kummer et al., 2016; Rebolo-Ifrán et al., 2019).

Vlastní výpovědní hodnotu má také typ vegetace. Zatímco hustý porost keřů a stromů pravděpodobnost kolize významně zvyšuje, trávničky a jiné otevřené prostory pokryté nízkou a upravenou zelení pravděpodobnost kolize naopak snižují (Schneider et al., 2018). K odrazu příliš nízké vegetace zpravidla nedochází, z toho důvodu jsou rizikové především budovy obklopené rostlinami dosahujícími minimálně úrovně oken (Borden et al., 2010; Rebolo-Ifrán et al., 2019). Vysoká frekvence kolizí bývá zaznamenána na budovách stojících v blízkosti stromového porostu, například na okraji parku nebo lesa (Bracey et al., 2016). K alespoň částečnému snížení frekvence kolizí by proto mohlo vést omezení přítomnosti husté vegetace v blízkosti budov s velkým podílem prosklených ploch (Klem et al., 2009; Loss et al., 2019).

### **5.2.2 Krmítka**

Přikrmování volně žijících ptáků na krmítku představuje velice oblíbenou aktivitu nadšených ornitologů i laické veřejnosti (Davies et al., 2012). Přítomnost krmítek však zároveň může značně zvyšovat potenciální riziko kolizí, a to tím způsobem, že do blízkosti rezidencí láká větší počet ptačích jedinců, čímž zvyšuje jejich lokální abundanci (Bayne et al., 2012; Dunn, 1993; Klem, 1989). Krmítka mohou zvyšovat pravděpodobnost kolize až dvojnásobně (Bayne et al., 2012; Kummer & Bayne, 2015).

Klíčovou roli hraje především umístění krmítek vůči potenciálně nebezpečné prosklené tabuli. Pravděpodobnost fatální kolize ptáků s okny se zvyšuje spolu s narůstající vzdáleností krmítka (Klem, 1990a; Klem et al., 2004). Bezpečně umístěná krmítka by se měla nacházet v maximální vzdálenosti 1 metr od okna. Díky tomu ptáci opouštějící krmítko nejsou schopni vyvinout dostatečně velikou rychlost, aby jejich náraz vyústil ve fatální zranění (Klem, 1990a). To se týká především případů, kdy ptáci opouští krmítko ve spěchu, například kvůli přítomnosti predátora nebo jiného rušivého stimulu (Dunn, 1993; Klem, 1990a). Při odletu z krmítek vzdálených od okna 5 a více metrů již ptáci nabírají dostatečně velkou rychlost na to, aby jejich následná kolize byla fatální (Klem et al., 2004).

Především v průběhu zimy jsou mezi oběťmi kolizí hojně zastoupeni semenožraví ptáci, tedy ti, kteří krmítka pravidelně navštěvují (Dunn, 1993). Statistiky nicméně prokazují, že přítomnost krmítka nepřímo zvyšuje náchylnost ke kolizím i u druhů, které

jej nenavštěvují. Lze předpokládat, že se nadšení pozorovatelé ptáků, na jejichž zahradách se krmítka především nacházejí, budou snažit v okolí své rezidence vytvořit pro ptáky celkově vhodné prostředí. Na jejich zahradách bude s velkou pravděpodobností mnoho zeleně, vodní zdroje a případně ptačí budky, tedy prvky lákající i ptáky potravně nezávislé na přítomnosti krmítka (Dunn, 1993; Kummer et al., 2016). Vliv těchto prvků se však zatím nepodařilo experimentálně kvantifikovat (Kummer et al., 2016). To vede k závěru, že krmítka a s nimi související rizika silně záleží na kontextu okolí a samotné odstranění krmítek nemusí nutně vést ke snížení frekvence ptačích kolizí s budovami (Kummer & Bayne, 2015). Ke zjištění, zda pozitivní přínos umělého dokrmování ptáků převažuje nad negativními důsledky kolizí, bude zapotřebí více podrobných demografických studií (Bayne et al., 2012).

## 6 Závěr

Kolize ptáků s budovami představují globálně závažný problém, který je ovlivněn mnoha různorodými faktory. Frekvence kolizí se liší v čase i prostoru důsledkem současného působení environmentálních podmínek a ekologických a etologických vlastností druhů. Abundance jednotlivých druhů ptáků v lokalitách s výskytem nebezpečných překážek není vždy primárním prediktorem pravděpodobnosti kolize. Významnou výpovědní hodnotu má teprve absolutní počet ptáků v bezprostřední blízkosti prosklené plochy, včetně migrantů. Čím vyšší je denzita jednotlivých druhů v blízkosti překážky, tím vyšší je i pravděpodobnost kolize. Dílčí specifické vlastnosti druhů však mohou ovlivňovat, jak náchylní ke kolizím jednotlivci budou. Jako vůbec nejzranitelnější v závislosti na své ekologii jsou tažní ptáci. Ti často migrují do prostředí, které jim není důvěrně známé, a na své cestě potkávají mnoho nebezpečných překážek antropogenního původu, budovy s velkým počtem prosklených ploch nevyjímaje. Ohrožení jsou zároveň ptáci s menší tělesnou velikostí, rychlejším letem a potravní strategií vyžadující obratný pohyb v husté vegetaci. Z hlediska potravní strategie jsou nejzranitelnější insektivorní a nektarivorní druhy, a to především specialisté nucení podstupovat dlouhé lety za specifickými a méně hojnými zdroji potravy. Letové chování a celková aktivita spojená s náchylností ke kolizím představují faktory výrazně proměnlivé v čase. K nejvyššímu počtu kolizí během dne dochází nad ránem. Kolize v brzkých ranních hodinách časově odpovídají nejvyšší intenzitě v denní aktivitě ptáků. Tyto kolize mohou být zároveň důsledkem sestupu nočních migrantů k místu mezipřistání. Během roku můžeme zaznamenat hned několik epizod zvýšené frekvence kolizí. Na jaře je zvýšená frekvence kolizí důsledkem jarní migrace a behaviorálních změn souvisejících s rozmnožováním. V tomto období jsou zranitelní především samci vykazující vyšší agresivitu a behaviorální projevy spojené s obhajobou teritoria a tokem. K absolutně nejvyššímu počtu kolizí následně dochází během podzimu. V tomto období jsou nejvíce zranitelná nezkušená mláďata podstupující svou první migraci. Na základě taxonomicky specifické zvýšené náchylnosti ke kolizím definujeme některé taxony jako takzvané „supercolliders“. Dostupné studie takto identifikovaly například čeledi lesňáčkovití (*Parulidae*), drozdovití (*Turdidae*), kolibříkovití (*Trochilidae*) a rorýsovití (*Apodidae*).

Rostoucí míra urbanizace aktuálně přináší spoustu ekologických rizik. Hrozbu pro migrující ptáky představuje narůstající počet zdrojů umělého nočního osvětlení. Světelné znečištění interferuje u ptáků s magnetickým a stelárním kompasem a způsobuje mnohdy fatální

dezorientaci. S narůstajícím počtem osvětlených výškových budov navíc roste i počet nebezpečných překážek, se kterými ptáci mohou přijít do styku. Každá budova představuje pro ptáky jinak velké riziko v závislosti na faktorech prostředí, které ji obklopuje. Heterogenní suburbánní a venkovské prostředí bohaté na vegetaci a jiné zdroje potravy a prostoru se vyznačuje vysokou druhovou bohatostí i abundancí různých ptačích druhů. Atraktanty v podobě zeleně a krmítek lákají do bezprostřední blízkosti budov velké množství ptáků z okolí, čímž je přímo vystavují riziku styku s nebezpečnou překážkou. Naproti tomu v silně urbanizovaných oblastech, které hostí významně nižší počet ptačích druhů, dochází ke kolizím méně často. U ptáků, kteří urbanizované oblasti obývají celoročně, dochází v rámci vlastního teritoria k přivyknutí na překážky a osvojení letových pohybů, které riziko kolize snižují.

Omezení počtu atraktivních prvků v okolí budov může vést ke snížení lokální abundance ptáků, a tedy i k nižšímu potenciálnímu riziku kolizí. Umístění krmítek v bezprostřední blízkosti prosklené plochy do maximální vzdálenosti jednoho metru zabrání ptákům vyvinout při vzletu dostatečně vysokou rychlost na to, aby kolize vedla k fatálním zraněním. Omezení počtu nočních světelných zdrojů může vést ke snížení míry světelného znečištění, a tedy k nižší míře dezorientace nočních migrantů. V případech, kdy není možné světelný zdroj zcela odstranit, může dojít k redukci negativního vlivu úpravou barvy světla do vlnových délek, které jsou při střetu s ptačím fyziologickým kompasem méně škodlivé. Nadále však platí, že každý druh může na environmentální prvky reagovat jiným způsobem v závislosti na svých specifických ekologických nárocích a behaviorálních projevech. Při vývoji preventivních opatření je třeba klást důraz na markantní odlišnost lidského a ptačího senzorického aparátu. Je nutné zhodnotit, zda ptáci lišící se od člověka ostroší vidění, velikostí zorných polí i šíří vnímaného barevného spektra budou schopni reagovat na varovné signály, které lidé ze svého pohledu považují za dostatečně výrazné a efektivní.

Tato bakalářská práce na základě stanovených cílů rozebírá ekologické, etologické a environmentální aspekty střetu ptáků s budovami. Ačkoliv se fenomén kolizí nachází v povědomí odborníků už mnoho desetiletí a existuje velký počet kvalitních studií zabývajících se touto problematikou, stále nám pro některé dílčí jevy chybí komplexní porozumění. Prostor pro získávání nových informací se nachází především v oblasti testování reakcí různých taxonomických skupin ptáků na různé formy užívaných preventivních opatření. Zároveň chybí více kvalitních kvantitativních studií odhadujících

množství ptáků usmrcených v důsledku kolize, a to především pro území Evropy. Dosavadní známá čísla jsou založena na hrubých odhadech, podle kterých lze jen stěží řádně vyhodnotit ekologické důsledky kolizí. Prozatím tudíž nedokážeme objektivně stanovit, jaký je vliv kolizí na populace jednotlivých druhů. Budoucí studie by měly přinést více poznatků z oblasti ptačí senzorické a behaviorální ekologie, na základě kterých budeme schopni zhodnotit, jakým způsobem se můžeme těšit z přítomnosti ptáků v blízkosti našich obydlí, aniž bychom je zároveň vystavovali fatálními riziku kolize.



## Přehled použité literatury

Literární zdroje jsou citovány podle citační normy APA 7<sup>th</sup> edition. Symbol \* značí sekundární citace.

- Arnold, T. W., & Zink, R. M. (2011). Collision mortality has no discernible effect on population trends of North American birds. *PLoS ONE*, 6(9), e24708. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024708>
- Basilio, L. G., Moreno, D. J., & Piratelli, A. J. (2020). Main causes of bird-window collisions: A review. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 92(1), e20180745. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180745>
- Bayne, E. M., Scobie, C. A., & Rawson-Clark, M. (2012). Factors influencing the annual risk of bird-window collisions at residential structures in Alberta, Canada. *Wildlife Research*, 39(7), 583–592. <https://doi.org/10.1071/WR11179>
- Bennett, A. T. D., & Cuthill, I. C. (1994). Ultraviolet vision in birds: What is its function? *Vision Research*, 34(11), 1471–1478. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(94\)90149-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)90149-X)
- Berdahl, A. M., Kao, A. B., Flack, A., Westley, P. A. H., Codling, E. A., Couzin, I. D., Dell, A. I., & Biro, D. (2018). Collective animal navigation and migratory culture: From theoretical models to empirical evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1746), 20170009. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0009>
- \*Berthold, P. (1996). Control of bird migration. London: Chapman and Hall. <https://doi.org/10.2307/4089262>
- Blair, R. B. (1996). Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications*, 6(2), 506–519. <https://doi.org/10.2307/2269387>
- Borden, W. C., Lockhart, O. M., Jones, A. W., & Lyons, M. S. (2010). Seasonal, taxonomic, and local habitat components of bird-window collisions on an urban university campus in Cleveland, OH. *Ohio Journal of Science*, 110(3), 44–52.
- Boström, J. E., Dimitrova, M., Canton, C., Håstad, O., Qvarnström, A., & Ödeen, A. (2016). Ultra-Rapid vision in birds. *PLoS ONE*, 11(3), e0151099. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151099>
- Bracey, A. M., Etterson, M. A., Niemi, G. J., & Green, R. F. (2016). Variation in bird-window collision mortality and scavenging rates within an urban landscape. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128(2), 355–367. <https://doi.org/10.1676/wils-128-02-355-367.1>
- Brooke, M. D. L., Hanley, S., & Laughlin, S. B. (1999). The scaling of eye size with body mass in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1417), 405–412. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0652>
- Brown, B. B., Hunter, L., & Santos, S. (2020). Bird-window collisions: Different fall and winter risk and protective factors. *PeerJ*, 8(6), e9401. <https://doi.org/10.7717/peerj.9401>
- Brown, B. B., Kusakabe, E., Antonopoulos, A., Siddoway, S., & Thompson, L. (2019). Winter bird-window collisions: Mitigation success, risk factors, and implementation challenges. *PeerJ*, 7(9), e7620. <https://doi.org/10.7717/peerj.7620>
- Clergeau, P., Savard, J. P. L., Mennechez, G., & Falardeau, G. (1998). Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: A comparative study between two cities on different continents. *Condor*, 100(3), 413–425. <https://doi.org/10.2307/1369707>
- Cusa, M., Jackson, D. A., & Mesure, M. (2015). Window collisions by migratory bird species: urban geographical patterns and habitat associations. *Urban Ecosystems*, 18(4), 1427–1446. <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0459-3>
- Davies, Z. G., Fuller, R. A., Dallimer, M., Loram, A., & Gaston, K. J. (2012). Household factors influencing participation in bird feeding activity: A national scale analysis. *PLoS ONE*, 7(6), e39692. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039692>

- Dunn, E. H. (1993). Bird mortality from striking residential windows in winter. *Journal of Field Ornithology*, 64(3), 302–309.
- Eikenaar, C., Klinner, T., Szostek, K. L., & Bairlein, F. (2014). Migratory restlessness in captive individuals predicts actual departure in the wild. *Biology Letters*, 10(4), 20140154. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0154>
- Elmore, J. A., Hager, S. B., Cosentino, B. J., O’Connell, T. J., Riding, C. S., Anderson, M. L., Bakermans, M. H., Boves, T. J., Brandes, D., Butler, E. M., Butler, M. W., Cagle, N. L., Calderón-Parra, R., Capparella, A. P., Chen, A., Cipollini, K., Conkey, A. A. T., Contreras, T. A., Cooper, R. I., ... Loss, S. R. (2020). Correlates of bird collisions with buildings across three North American countries. *Conservation Biology*, 35(2), 654–665. <https://doi.org/10.1111/cobi.13569>
- Fitzgerald, S. D., Sullivan, J. M., Everson, R. J. (1990). Suspected Ethanol Toxicosis in Two Wild Cedar Waxwings. *Avian Diseases*, 34(2), 488–490. <https://doi.org/10.2307/1591442>
- Fuchs, T., Haney, A., Jechura, T. J., Moore, F. R., & Bingman, V. P. (2006). Daytime naps in night-migrating birds: behavioural adaptation to seasonal sleep deprivation in the Swainson’s thrush, *Catharus ustulatus*. *Animal Behaviour*, 72(4), 951–958. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.008>
- Gelb, Y., & Delacretaz, N. (2006). Avian window strike mortality at an urban office building. *The Kingbird*, 56(3), 190–198.
- Gelb, Y., & Delacretaz, N. (2009). Windows and vegetation: Primary factors in Manhattan bird collisions. *Northeastern Naturalist*, 16(3), 455–470. <https://doi.org/10.1656/045.016.n312>
- Gómez-Martínez, M. A., Klem, D., Rojas-Soto, O., Fernando González-García, & Macgregor-Fors, I. (2019). Window strikes: bird collisions in a Neotropical green city. *Urban Ecosystems*, 22, 699–708. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00858-6>
- Graham, D. L. (1997). Spider webs and windows as potentially important sources of hummingbird mortality. *Journal of Field Ornithology*, 68(1), 98–101.
- Gwinner, E. (1996). Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology*, 199(1), 39–48. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.39>
- Hager, S. B., Cosentino, B. J., McKay, K. J., Monson, C., Zuurdeeg, W., & Blevins, B. (2013). Window Area and Development Drive Spatial Variation in Bird-Window Collisions in an Urban Landscape. *PLoS ONE*, 8(1), e53371. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053371>
- Hager, S. B., & Craig, M. E. (2014). Bird-window collisions in the summer breeding season. *PeerJ*, 2014(1), e460. <https://doi.org/10.7717/peerj.460>
- Hager, S. B., Trudell, H., McKay, K. J., Crandall, S. M., & Mayer, L. (2008). Bird density and mortality at windows. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120(3), 550–564. <https://doi.org/10.1676/07-075.1>
- Hamilton, W. J. (1962). Evidence concerning the Function of Nocturnal Call Notes of Migratory Birds. *The Condor*, 64(5), 390–401. <https://doi.org/10.2307/1365547>
- Hart, N. S., & Hunt, D. M. (2007). Avian visual pigments: Characteristics, spectral tuning, and evolution. *American Naturalist*, 169(suppl 1), 7–26. <https://doi.org/10.1086/510141>
- Håstad, O., & Ödeen, A. (2014). A vision physiological estimation of ultraviolet window marking visibility to birds. *PeerJ*, 2014(1), e621. <https://doi.org/10.7717/peerj.621>
- Healy, K., McNally, L., Ruxton, G. D., Cooper, N., & Jackson, A. L. (2013). Metabolic rate and body size are linked with perception of temporal information. *Animal Behaviour*, 86(4), 685–696. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.018>
- Horton, K. G., Nilsson, C., Van Doren, B. M., La Sorte, F. A., Dokter, A. M., & Farnsworth, A. (2019). Bright lights in the big cities: migratory birds’ exposure to artificial light. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(4), 209–214. <https://doi.org/10.1002/fee.2029>
- Horváth, G., Kriska, G., Malik, P., & Robertson, B. (2009). Polarized light pollution: A new kind of ecological photopollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(6), 317–325. <https://doi.org/10.1890/080129>

- Huppopp, O., Huppopp, K., Dierschke, J., & Hill, R. (2016). Bird collisions at an offshore platform in the North Sea. *Bird Study*, 63(1), 73–82. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1134440>
- Kahle, L. Q., Flannery, M. E., & Dumbacher, J. P. (2016). Bird-window collisions at a west-coast urban park museum: Analyses of bird biology and window attributes from golden gate Park, San Francisco. *PLoS ONE*, 11(1), e0144600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144600>
- Klem, D. (1989). Bird-window collisions. *The Wilson Bulletin*, 101(4), 606–620.
- Klem, D. (1990a). Collisions between Birds and Windows: Mortality and Prevention. *Journal of Field Ornithology*, 61(1), 120–128.
- Klem, D. (2014). Landscape, legal, and biodiversity threats that windows pose to birds: A review of an important conservation issue. *Land*, 3(1), 351–361. <https://doi.org/10.3390/land3010351>
- Klem, D. (2015). Bird-Window Collisions: A Critical Animal Welfare and Conservation Issue. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 18(suppl 1), 11–17. <https://doi.org/10.1080/10888705.2015.1075832>
- Klem, D., Farmer, C. J., Delacretaz, N., Gelb, Y., & Saenger, P. G. (2009). Architectural and landscape risk factors associated with bird-glass collisions in an urban environment. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(1), 126–134. <https://doi.org/10.1676/08-068.1>
- Klem, D. (1990b). Bird injuries, cause of death, and recuperation from collisions with windows. *Journal of Field Ornithology*, 61(1), 115–119.
- Klem, D. (2009). Preventing Bird-Window Collisions. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(2), 314–321. <https://doi.org/10.1676/08-118.1>
- Klem, D., Keck, D. C., Marty, K. L., Ball, A. J. M., Elizabeth, E., Niciu, E. E., & Plat, C. T. (2004). Effects of Window Angling, Feeder Placement, and Scavengers on Avian Mortality at Plate Glass. *The Wilson bulletin*, 116(1), 69–73. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2004\)116\[0069:EOWAFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2004)116[0069:EOWAFP]2.0.CO;2)
- Kumar, V., Wingfield, J. C., Dawson, A., Ramenofsky, M., Rani, S., & Bartell, P. (2010). Biological clocks and regulation of seasonal reproduction and migration in birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(5), 827–835. <https://doi.org/10.1086/652243>
- Kummer, J. A., & Bayne, E. M. (2015). Bird feeders and their effects on bird-window collisions at residential houses. *Avian Conservation and Ecology*, 10(2), 6. <https://doi.org/10.5751/ace-00787-100206>
- Kummer, J. A., Bayne, E. M., & Machtans, C. S. (2016). Use of citizen science to identify factors affecting bird-window collision risk at houses. *Condor*, 118(3), 624–639. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-16-26.1>
- Kyba, C. C. M., Ruhtz, T., Fischer, J., & Hölker, F. (2011). Lunar skylight polarization signal polluted by urban lighting. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 116(24), D24106. <https://doi.org/10.1029/2011JD016698>
- Lane, J. V., Jeavons, R., Deakin, Z., Sherley, R. B., Pollock, C. J., Wanless, R. J., & Hamer, K. C. (2020). Vulnerability of northern gannets to offshore wind farms; seasonal and sex-specific collision risk and demographic consequences. *Marine Environmental Research*, 162, 105196. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105196>
- Lao, S., Robertson, B. A., Anderson, A. W., Blair, R. B., Eckles, J. W., Turner, R. J., & Loss, S. R. (2020). The influence of artificial night at night and polarized light on bird-building collisions. *Biological Conservation*, 241, 108358. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108358>
- Larkin, R. P., & Szafoni, R. E. (2008). Evidence for widely dispersed birds migrating together at night. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1), 40–49. <https://doi.org/10.1093/icb/icn038>
- Longcore, T., Rich, C., Mineau, P., MacDonald, B., Bert, D. G., Sullivan, L. M., Mutrie, E., Gauthreaux, S. A., Avery, M. L., Crawford, R. L., Manville, A. M., Travis, E. R., & Drake, D. (2013). Avian mortality at communication towers in the United States and Canada: Which species, how many, and where? *Biological Conservation*, 158(1), 410–419. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.09.019>

- Longcore, T., & Rich, C. (2004). Ecological light pollution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4), 191–198. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0191:ELP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0191:ELP]2.0.CO;2)
- Loss, S. R., Lao, S., Eckles, J. W., Anderson, A. W., Blair, R. B., & Turner, R. J. (2019). Factors influencing bird-building collisions in the downtown area of a major North American city. *PLoS ONE*, 14(11), e0224164. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0224164>
- Loss, S. R., Will, T., Loss, S. S., & Marra, P. P. (2014). Bird–building collisions in the United States: Estimates of annual mortality and species vulnerability. *The Condor*, 116(1), 8–23. <https://doi.org/10.1650/condor-13-090.1>
- Low, B. W., Yong, D. L., Tan, D., Owyong, A., & Chia, A. (2017). Migratory bird collisions with man-made structures in South-East Asia: a case study from Singapore. *BirdingASIA*, 27, 107–111.
- Machtans, C. S., Wedeles, C. H. R., & Bayne, E. M. (2013). A First Estimate for Canada of the Number of Birds Killed by Colliding with Building Windows. *Avian Conservation and Ecology*, 8(2), 6. <http://dx.doi.org/10.5751/ACE-00568-080206>
- Maciorowski, G., Kosicki, J., Polakowski, M., Urbańska, M., Zduniak, P., & Tryjanowski, P. (2019). Autumn migration of immature red kites *milvus milvus* from a central European population. *Acta Ornithologica*, 54(1), 45–50. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2019.54.1.004>
- Martin, G. R. (2009). What is binocular vision for? A birds' eye view. *Journal of Vision*, 9(11), 14. <https://doi.org/10.1167/9.11.14>
- Martin, G. R. (2011). Understanding bird collisions with man-made objects: A sensory ecology approach. *Ibis*, 153(2), 239–254. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2011.01117.x>
- Martin, G. R. (2017). What drives bird vision? Bill control and predator detection overshadow flight. *Frontiers in Neuroscience*, 11, 619. <https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00619>
- McNamara, J. M., Mace, R. H., & Houston, A. I. (1987). Optimal daily routines of singing and foraging in a bird singing to attract a mate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20(6), 399–405. <https://doi.org/10.1007/BF00302982>
- Menacho-Odio, R. M., Garro-Cruz, M., & Arévalo, J. E. (2019). Ecology, endemism, and conservation status of birds that collide with glass windows in Monteverde, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 67(2), 326–345. <https://doi.org/10.15517/RBT.V67I2/SUPL.37255>
- Mouritsen, H., Feenders, G., Liedvogel, M., & Kropp, W. (2004). Migratory birds use head scans to detect the direction of the earth's magnetic field. *Current Biology*, 14(21), 1946–1949. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.10.025>
- Mouritsen, H., & Ritz, T. (2005). Magnetoreception and its use in bird navigation. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(4), 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.06.003>
- Muheim, R., Åkesson, S., & Phillips, J. B. (2007). Magnetic compass of migratory Savannah sparrows is calibrated by skylight polarization at sunrise and sunset. *Journal of Ornithology*, 148(suppl 2), 485–494. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0187-4>
- Mukhin, A., Kosarev, V., & Ktitorov, P. (2005). Nocturnal life of young songbirds well before migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1572), 1535–1539. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3120>
- Newton, I., Wyllie, I., & Dale, L. (1999). Trends in the numbers and mortality patterns of sparrowhawks (*Accipiter nisus*) and kestrels (*Falco tinnunculus*) in Britain, as revealed by carcass analyses. *Journal of Zoology*, 248(2), 139–147. <https://doi.org/10.1017/S0952836999006019>
- Nichols, K. S., Homayoun, T., Eckles, J., & Blair, R. B. (2018). Bird-building collision risk: An assessment of the collision risk of birds with buildings by phylogeny and behavior using two citizen-science datasets. *PLoS ONE*, 13(8), e0201558. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201558>
- \*Nuttall, T. (1832). A manual of the ornithology of the United States and of Canada. Cambridge, Massachusetts: Hilliard & Brown. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6481>

- Ocampo-Peñuela, N., Winton, R. S., Wu, C. J., Zambello, E., Wittig, T. W., & Cagle, N. L. (2016). Patterns of bird-window collisions inform mitigation on a university campus. *PeerJ*, 4(2), e1652. <https://doi.org/10.7717/peerj.1652>
- Ödeen, A., & Håstad, O. (2013). The phylogenetic distribution of ultraviolet sensitivity in birds. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 36. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-36>
- Palacín, C., Alonso, J. C., Martín, C. A., & Alonso, J. A. (2017). Changes in bird-migration patterns associated with human-induced mortality. *Conservation Biology*, 31(1), 106–115. <https://doi.org/10.1111/cobi.12758>
- Parkins, K. L., Elbin, S. B., & Barnes, E. (2015). Light, glass, and bird-building collisions in an urban park. *Northeastern Naturalist*, 22(1), 84–94. <https://doi.org/10.1656/045.022.0113>
- Poot, H., Ens, B. J., de Vries, H., Donners, M. A. H., Wernand, M. R., & Marquenie, J. M. (2008). Green light for nocturnally migrating birds. *Ecology and Society*, 13(2), 47. <https://doi.org/10.5751/ES-02720-130247>
- Rattenborg, N. C., Mandt, B. H., Obermeyer, W. H., Winsauer, P. J., Huber, R., Wikelski, M., & Benca, R. M. (2004). Migratory sleeplessness in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *PLoS Biology*, 2(7), 924–936. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020212>
- Rebke, M., Dierschke, V., Weiner, C. N., Aumüller, R., Hill, K., & Hill, R. (2019). Attraction of nocturnally migrating birds to artificial light: The influence of colour, intensity and blinking mode under different cloud cover conditions. *Biological Conservation*, 233, 220–227. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.029>
- Rebolo-Ifrán, N., di Virgilio, A., & Lambertucci, S. A. (2019). Drivers of bird-window collisions in southern South America: a two-scale assessment applying citizen science. *Scientific Reports*, 9(1), 18148. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54351-3>
- Riding, C. S., O'Connell, T. J., & Loss, S. R. (2019). Building façade-level correlates of bird-window collisions in a small urban area. *Condor*, 122(1), 1–14. <https://doi.org/10.1093/condor/duz065>
- Robbins, C. S. (1981). Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology*, 6(6), 275–286.
- Robbins, C. S., Sauer, J. R., Greenberg, R. S., & Droege, S. (1989). Population declines in North American birds that migrate to the neotropics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86(19), 7658–7662. <https://doi.org/10.1073/pnas.86.19.7658>
- \*Rochon-Duvigneaud, A. (1943). *Les yeux et le vision des vertébrés*. Paris: Masson. <https://doi.org/10.1007/BF00624107>
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., & Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461), 120–124. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1313>
- Russ, G. M., & Zink, R. M. (2021). Biases obscure whether sexes and ages of window-killed fall migrants die in proportion to their frequency in the migrating population. *The Wilson Journal of Ornithology*, 132(2), 421–428. <https://doi.org/10.1676/1559-4491-132.2.421>
- Sabo, A. M., Hagemeyer, N. D. G., Lahey, A. S., & Walters, E. L. (2016). Local avian density influences risk of mortality from window strikes. *PeerJ*, 4(1), e2170. <https://doi.org/10.7717/peerj.2170>
- Schneider, R. M., Barton, C. M., Zirkle, K. W., Greene, C. F., & Newman, K. B. (2018). Year-round monitoring reveals prevalence of fatal bird-window collisions at the Virginia Tech Corporate Research Center. *PeerJ*, 6(4), e4562. <https://doi.org/10.7717/peerj.4562>
- Stantial, M. L., & Cohen, J. B. (2018). The influence of habitat, tidal stage, temperature, and breeding status on the flight behavior of piping plovers (*Charadrius melodus*). *Journal of Ornithology*, 159(3), 723–732. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1536-1>



- Stracey, C. M., & Robinson, S. K. (2012). Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. *Journal of Avian Biology*, 43(1), 50–60. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2011.05520.x>
- Van Doren, B. M., Horton, K. G., Dokter, A. M., Klinck, H., Elbin, S. B., & Farnsworth, A. (2017). High-intensity urban light installation dramatically alters nocturnal bird migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(42), 11175–11180. <https://doi.org/10.1073/pnas.1708574114>
- Veltri, C. J., & Klem, D. (2005). Comparison of fatal bird injuries from collisions with towers and windows. *Journal of Field Ornithology*, 76(2), 127–133. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.2.127>
- Veselovský, Z. (2005). Vnitřní řízení a integrace chování. Pp 76-105. In: Veselovský, Z. (2005). Etologie: biologie chování zvířat. Praha: Academia. <http://alephuk.cuni.cz/CKIS-28.html>
- \*Walls, G. L. (1942). The vertebrate eye and its adaptive radiation. Bloomfield Hills, Michigan: Cranbrook Press. <https://doi.org/10.1002/ar.1090880409>
- Watson, M. J., Wilson, D. R., & Mennill, D. J. (2016). Anthropogenic light is associated with increased vocal activity by nocturnally migrating birds. *Condor*, 118(2), 338–344. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-15-136.1>
- Whittaker, K., & Marzluff, J. M. (2012). Post-Fledging Mobility in an Urban Landscape. *Urban Bird Ecology and Conservation*, 45, 183–198. <https://doi.org/10.1525/california/9780520273092.003.0012>
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., & Wiltschko, R. (1993). Red light disrupts magnetic orientation of migratory birds. *Nature*, 364(6437), 525–527. <https://doi.org/10.1038/364525a0>
- Wiltschko, W., Traudt, J., Güntürkün, O., Prior, H., & Wiltschko, R. (2002). Lateralization of magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature*, 419(6906), 467–470. <https://doi.org/10.1038/nature00958>
- Winger, B. M., Weeks, B. C., Farnsworth, A., Jones, A. W., Hennen, M., & Willard, D. E. (2019). Nocturnal flight-calling behaviour predicts vulnerability to artificial light in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1900), 20190364. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0364>
- Wittig, T. W., Cagle, N. L., Ocampo-Peñuela, N., Winton, R. S., Zambello, E., & Lichtneger, Z. (2017). Species traits and local abundance affect bird-window collision frequency. *Avian Conservation and Ecology*, 12(1), 17. <https://doi.org/10.5751/ace-01014-120117>